

University of Groningen

Roofvogels in de Nederlandse wetlands

Dijkstra, Cornelis; Beemster, Nicolaas; Zijlstra, Menno; van Eerden, M; Daan, Serge

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1995

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Dijkstra, C., Beemster, N., Zijlstra, M., van Eerden, M., & Daan, S. (1995). *Roofvogels in de Nederlandse wetlands*. (Flevobericht; Nr. 381). Ministerie van Verkeer en Waterstaat, Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat, Directie IJsselmeergebied.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.



Ministerie van Verkeer en Waterstaat

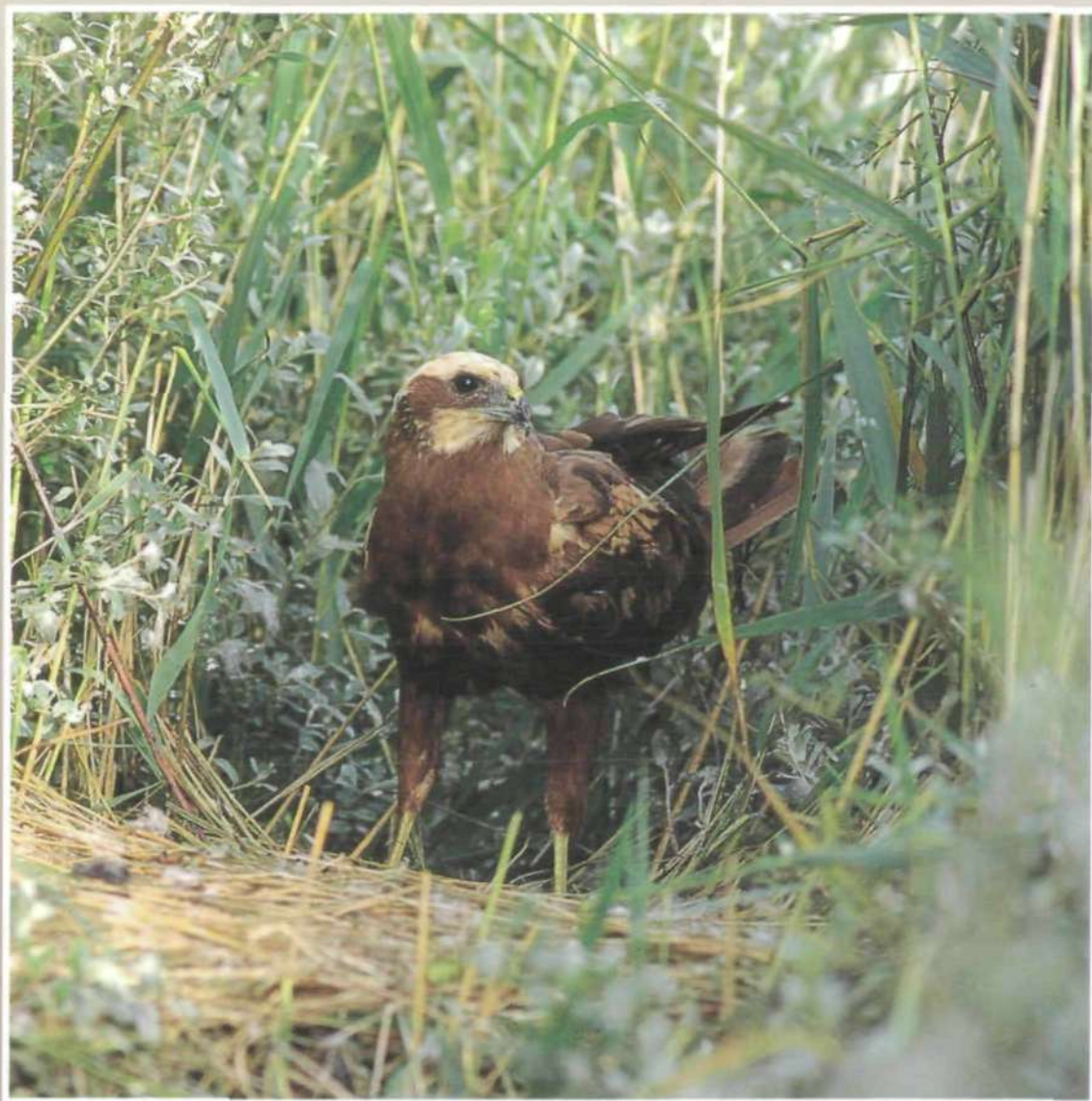
Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

Directie IJsselmeergebied

Roofvogels in de Nederlandse wetlands

C. Dijkstra, N. Beemster, M. Zijlstra, M. van Eerden en S. Daan

Flevobericht nr. 381





Roofvogels in de Nederlandse wetlands

C. Dijkstra, N. Beemster, M. Zijlstra, M. van Eerden en S. Daan

November 1995

Flevobericht nr. 381

ISBN 90-369-1147-8

Onderzoeksproject "De betekenis van grootschalige wetlands voor roofvogels". Een samenwerkingsproject van Rijkswaterstaat directie IJsselmeergebied, en de Rijksuniversiteit Groningen.

Roofvogels in de Nederlandse wetlands / door C. Dijkstra, N. Beemster, M. Zijlstra, M. van Eerden en S. Daan. Rijkswaterstaat Directie IJsselmeergebied, Lelystad; RWS, RDII, 1995, 144 pag.: 74 fig., (Flevobericht: 381). ISBN 90-369-1147-8.8

Dit Flevobericht vormt de eindrapportage van het onderzoeksproject "De betekenis van grootschalige wetlands voor roofvogels". De verwerkte gegevens werden verzameld vanaf 1975 tot 1994, voornamelijk in de Flevopolders en de Lauwersmeer. Het rapport heeft betrekking op de interacties tussen roofvogels, het prooiaanbod en het toegepaste beheer in de wetlands. Aantalsvariaties, voortplantingssucces en de jaarlijkse mortaliteit van roofvogels worden besproken. Een belangrijke determinant van genoemde demografische factoren, namelijk de jaagopbrengst, werd onderzocht in relatie tot prooidichtheid en prooibeschikbaarheid. De effecten van verschillende beheersvormen op het prooiaanbod en de roofvogels zijn gekwantificeerd, en een aantal adviezen gericht op een optimaal beheer voor wetland roofvogels worden geformuleerd.

Verantwoording

Het praktische werk in de onderzoeksperiode (1989-95) is uitgevoerd door beide eerste auteurs, waarbij hulp werd verkregen van talloze collega's, studenten en vrijwilligers. Hierbij richtte Cor Dijkstra zich met name op het werk aan de Bruine Kiekendief, terwijl Nico Beemster zich bezighield met diverse aspecten van beheer. Deze taakverdeling is ook gehandhaafd tijdens het schrijven van dit rapport. Hierbij werd dankbaar gebruik gemaakt van de omvangrijke set broed- en ringgegevens van de Bruine Kiekendief, verzameld door de derde auteur, Menno Zijlstra, in de voorafgaande jaren vanaf 1975. De beide "senior" auteurs, Mennobart van Eerden en Serge Daan hebben een doorslaggevende bijdrage geleverd bij de opzet, de begeleiding en de afronding van het project.

Inhoudsopgave

Samenvatting 7

1 Inleiding 11

2 Studiegebieden 15

- 2.1 Zuidelijk Flevoland 15
- 2.2 Oostvaardersplassen 15
- 2.3 Lauwersmeer 17
- 2.4 Krammer-Volkerak 19

3 Soorten 21

- 3.1 Status 23
- 3.2 Prooikeuze 24
- 3.3 Jaagmethode 24

4 Voedselaanbod en vegetatiestructuur 27

- 4.1 Variatie in voedselaanbod: Veldmuizen 29
- 4.2 Roofvogeldichtheid, voedselaanbod en vegetatiestructuur 30
- 4.3 Jaagrendement, voedselaanbod en vegetatiestructuur 34
- 4.4 Kolonisatie van voedselconcurrent en predator: de Vos 38

5 Reproductie en mortaliteit: Case study aan de Bruine Kiekendief 41

- 5.1 Ontwikkeling van de broedpopulaties van de Bruine Kiekendief in de polders 42
- 5.2 Kwaliteit en kwantiteit van broed- en jaagbiotoop 45
- 5.3 Reproductie 48
 - 5.3.1 Legselgrootte 49
 - 5.3.2 Legdatum 50
 - 5.3.3 Jongenproductie per nest 52
 - 5.3.4 Broedprestaties en veldmuisdichtheid 53
- 5.4 Broedselsamenstelling 56
 - 5.4.1 Sexratio van de nestjongen 58
 - 5.4.2 Groei, energiegebruik en voedselbehoefte van ♂♂ en ♀♀ 59
 - 5.4.3 Ouderlijke investering in zonen en dochters 63
 - 5.4.4 Afwijkende sex ratios: primaire of secundaire mechanismen 64
- 5.5 Jaarlijkse mortaliteit 69
 - 5.5.1 Mortaliteit en leeftijdsopbouw van de populatie 69
 - 5.5.2 Variaties in mortaliteit in de loop der jaren 71
 - 5.5.3 Effecten van de polders op de jaarlijkse overleving 77
- 5.6 Migratie 81
 - 5.6.1 Ruimtelijke verspreiding in de loop der jaren 81
 - 5.6.2 Ruimtelijke verspreiding binnen het jaar per leeftijdsklasse 82
 - 5.6.3 Sexe en ruimtelijke verspreiding 83
- 5.7 Populatiedynamiek 84
 - 5.7.1 Leeftijdsamenstelling van de broedpopulatie 84
 - 5.7.2 Variaties in populatiegrootte in relatie tot reproductie en mortaliteit 86

6	Effecten van beheer	93
6.1	Inleiding	93
6.2	Natuurlijke successie op drooggevalen gronden	94
6.2.1	Natuurlijke successie in een zoete uitgangssituatie	94
6.2.2	Natuurlijke successie in een zoute uitgangssituatie	96
6.3	Effecten van inundatie	105
6.4	Effecten van beweiding	107
6.4.1	Oostvaardersplassen: vroege successiestadia	109
6.4.2	Lauwersmeer: vroege successiestadia	112
6.4.3	Oostvaardersplassen: late successiestadia	120
6.5	Cultuurgebieden	123
6.5.1	Een ingreep, gevolgd door "niets doen"	123
6.5.2	Een ingreep, gevolgd door regelmatig maaien van het gewas	125
7	Wetlandbeheer: een visie vanuit het gezichtspunt van roofvogels	129
8	Literatuur	135

Samenvatting

Roofvogels behoren tot de toppredatoren en kunnen in deze status indicatief zijn voor de algehele kwaliteit van een oecosysteem. Vanuit deze visie is in de jaren 1989-1995 onderzoek verricht naar de ontwikkeling van aantallen, terreingebruik, voedselkeuze en effecten van beheer op een aantal roofvogelsoorten in grootschalige Nederlandse wetlands in de droogleggingen Flevoland, Lauwersmeer en Krammer-Volkerak. Het betreft een samenwerkingsproject van Rijkswaterstaat directie IJsselmeer-gebied en de Rijksuniversiteit Groningen. Het onderzoek legt de nadruk op aantalsontwikkelingen van een belangrijke prooi-soort voor roofvogels, de Veldmuis, en op één van de karakteristieke kensoorten in de wetlands, de Bruine Kiekendief, provinciale vogel van Flevoland.

Tien roofvogelsoorten, kenmerkend voor het open wetland-biotop, leven regelmatig in de onderzochte gebieden, sommige als broedvogel in de zomer, andere als wintergast, weer andere het hele jaar door. Zes soorten voeden zich hoofdzakelijk met Veldmuizen. In de onderzochte gebieden neemt de veldmuisdichtheid jaarlijks sterk toe tussen april en september, gevolgd door een geleidelijke afname in de winter. Daarnaast zijn er periodieke lange-termijn schommelingen, met topjaren elke 3 à 4 jaar. De jaag-opbrengst van roofvogels (het aantal muizen gevangen per uur jagen) neemt toe met de dichtheid van de Veldmuis. Als gevolg hiervan bereiken *roofvogels hogere dichtheden in gebieden met meer muizen*. Naast het aanbod van Veldmuizen heeft de structuur van de vegetatie effect op het jaagsucces en de dichtheid van roofvogels. Maaixperimenten wijzen uit dat een lage bedekkingsgraad voor soorten als Torenvalk en Buizerd attractief is. Andere soorten, zoals de Bruine en Grauwe Kiekendief, geven juist de voorkeur aan vegetaties met een zekere bedekkingsgraad, dit in verband met hun andere jaagmethode. Beheersmaatregelen gericht op het creëren van hoge en lage bedekkingsgraad hebben daardoor verschillende effecten op verschillende soorten.

De historische ontwikkeling van veldmuisdichtheid en roofvogelstand in de onderzochte gebieden wordt gekarakteriseerd door sterk dynamische veranderingen in de beginfase van de drooglegging, gevolgd door een geleidelijke afname en stabilisatie van aantallen in latere jaren. Voor sommige soorten speelde bij de afname de toenemende ingebruikname van cultuurland en de komst van Vossen een rol. In Zuidelijk Flevoland bereikte de Bruine Kiekendief maximale dichtheden ca. 10-13 jaar na de drooglegging, in de Lauwersmeer ca. 14 jaar. Analyses van prooi-resten op de nesten en van legselgrootte tonen aan dat in deze fase de polders een bijzonder rijk voedselgebied vormden. De totale productie van jonge vogels, en ook die per broedpoging, is daarna afgenomen. Het broedsucces blijkt nauw samen te hangen met de lokale veldmuisstand. Speciale aandacht is besteed aan de productie van zonen en dochters in de nesten, waarbij gevonden werd dat er een overschot aan mannelijke jongen (55%) uitvliegt, zowel in Flevoland als in de Lauwersmeer. Omdat vrouwelijke kiekendieven zwaarder zijn dan mannelijke zou dit het gevolg kunnen zijn van een grotere sterfte onder de dochters dan onder zonen in het nest. Daarom werd de voedselbehoefte en het energieverbruik van beide geslachten tijdens de groei onderzocht. Inderdaad werd een ca 18% grotere

voedselbehoefte van dochters vastgesteld. Hun sterftekansen in het nest kunnen pas worden gemeten als het mogelijk is de primaire sexe (bij het uitkomen van de eieren) te meten m.b.v. DNA analyse. Onderzoek hieraan is nog gaande.

De produktiecijfers van broedende Bruine Kiekendieven werden aangevuld met een analyse van de overlevingskansen na het uitvliegen, om tot een schatting te komen van het belang van de populatie als bron voor de bevolking van andere gebieden. Deze analyse maakt gebruik van terugmeldingen van ringen van de Ringcentrale Heteren. De meldkans van deze ringen was ongeveer 10% voor 1965 en 4% in de jaren daarna. De hoge meldkans voor 1965 kan verklaard worden doordat veel vogels in West Europa werden geschoten. Sterfte treedt thans naar verhouding meer op gedurende de trek (tot nabij de equator in West-Afrika) en is geassocieerd met het klimaat in de wintergebieden: in jaren met lage waterstand van de Niger is de sterfte relatief hoog. Door jongen van individueel herkenbare vleugelmerken te voorzien werd de reproductieve leeftijd vastgesteld op 2 jaar. Echter slechts 25% van de mannen heeft al een nest op die leeftijd, tegen 78% van de vrouwen. Uit reproductieve leeftijd, overlevingskans en jaarlijks aantal broedparen in Lauwersmeer en Flevoland kon gereconstrueerd worden wat de 'flux' is, d.w.z. het aantal vogels dat jaarlijks het gebied binnentrekt (positieve flux), of het aantal dat in de polders als overschot geproduceerd wordt, en zich elders vestigt. In de eerste jaren na drooglegging was de flux negatief: het gebied was zo aantrekkelijk dat het vogels van buiten aantrok. Eind jaren '70 werd de flux positief en was de produktie in Flevoland jaarlijks 200 à 400 vogels meer dan nodig om het bestand lokaal op peil te houden. Hiermee werd het enorme belang van de gebieden als bron voor de roofvogelbevolking ook daarbuiten aangetoond. Sinds het eind van de jaren '80 is de flux in beide gebieden ongeveer nul.

Onderzoek naar de effecten van diverse beheersmaatregelen in de polders wijst het volgende uit: Bij een beheer van "*niets doen*" ontwikkelt zich enkele jaren na drooglegging een hoge veldmuisdichtheid; het preciese tijdstip waarop dit gebeurt is afhankelijk van de snelheid van de vegetatiesuccessie. Op de kwelders van de Lauwersmeer en het Krammer Volkerak was de veldmuisdichtheid extreem hoog in de eerste of tweede zomer na de inpoldering. Op de platen van beide gebieden werden pas na vier jaar voor het eerst hoge dichtheden bereikt. Daarna vindt een afname van de dichtheid en een vermindering van bereikbaarheid van muizen voor roofvogels plaats. Tijdelijke *inundatie* kan na beëindiging opnieuw een positieve uitwerking hebben op de dichtheid van Veldmuizen en die van roofvogels, zoals gebleken is bij een experiment hiermee in de Oostvaardersplassen. Gedurende de inundatie zelf, profiteren andere, op watervogels jagen soorten, zoals de de Bruine kiekendief en de Zeearend, hiervan. Bij *beweiding* is het effect op Veldmuizen en roofvogels afhankelijk van de intensiteit. Bij intensieve beweiding komen hogere veldmuisdichtheden niet tot ontwikkeling en blijven de aantallen op muizen jagen- de roofvogels laag. Bij extensieve beweiding, die de vegetatiesuccessie afremt maar niet stopt, kan er tijdelijk een positief effect van uit gaan, zoals bleek bij seizoensbeweiding in de Lauwersmeer en jaarrondbeweiding in de Oostvaardersplassen.

Tenslotte schildert het rapport een visie op het beheer van grootschalige wetlands vanuit het gezichtspunt van roofvogels. Omdat roofvogels aan de top van de voedselpyramide staan, kan het voorkomen van deze soor-

ten een goede indruk geven van de kwaliteit van een natuurterrein. Deze visie pleit voor een verhoging van de dynamiek in de gebieden, eerder dan een streven naar stabiliteit. De beste strategie om deze dynamiek te verwezenlijken is tegelijk ook de meest natuurlijke: periodieke inundatie, zoals die van oorsprong bij een deltagebied hoort.

1 Inleiding

Het onderzoek "De betekenis van grootschalige wetlands in Nederland voor roofvogels", is een samenwerkingsproject van Rijkswaterstaat, directie IJsselmeergebied (RDII, voorheen Directie Flevoland (DFL), en daarvoor Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, RIJP) en de Rijksuniversiteit Groningen (RUG). Roofvogels zijn als eindschakel in de voedselketen een belangrijke indicator voor het functioneren van natuurgebieden. Verder zijn de drie soorten kiekendieven, Buizerd en Ruigpootbuizerd, Torenvalk, Slechtvalk en Smelleken, Zeearend en Velduil kenmerkend voor het open wetland biotoop. Het project heeft betrekking op zowel de demografie (reproductie, mortaliteit, migratie) van de roofvogels als ook op meer toegepast onderzoek naar mogelijkheden van beheer van roofvogelpopulaties. Het onderzoek is uitgevoerd in drie (deels voormalig) door de Directie IJsselmeergebied beheerde gebieden: De Lauwersmeer, Zuidelijk Flevoland waaronder de Oostvaardersplassen, en het Krammer-Volkerakgebied.

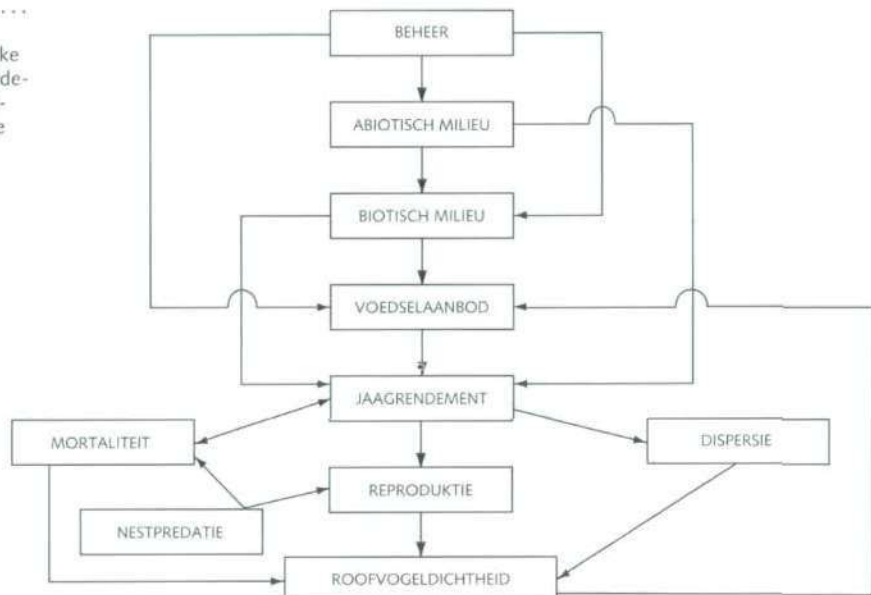
In het project worden de tradities van roofvogelonderzoek binnen de RUG en DIJ geïntegreerd. Reeds in 1959 werd door de toenmalige Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders (RIJP) in Oostelijk Flevoland een eerste populatieonderzoek aan de Torenvalk gestart (Cavé 1968), nadat eerder in de Wieringermeer en in de Noordoostpolder was gebleken dat na het droogvallen van nieuwe polders "woelmuizenplagen" optraden (Feekes 1936, Bakker & v.d. Zweep 1949) die gepaard gingen met grote aantallen muizenetende roofvogels. Uit het onderzoek van Cavé bleek o.a. dat de Veldmuis de belangrijkste prooi soort vormde voor de Torenvalk in Flevoland. Ook de gemiddelde legselgrootte van de valken en de produktie van uitvliegende jongen bleek positief gecorreleerd met het veldmuizenaanbod. In een later stadium werd er door de RUG, in de Lauwersmeer, opnieuw onderzoek gedaan naar de predator-prooi relaties tussen de Torenvalk en de Veldmuis (Masman 1986, Dijkstra 1988, Meijer 1988). Als een van de resultaten van dit onderzoek kwam naar voren dat een paartje Torenvalken in zijn leven gemiddeld meer dan twee reproducerende jongen voortbracht. De reproductie van de Torenvalk in de Lauwersmeer was hoger dan de mortaliteit. Kennelijk was er in dit geval sprake van een relatief gunstig biotoop waarin een "source" populatie kon bestaan, van waaruit, via emigratie, ook andere gebieden werden bevolkt. In hoeverre deze functie van grootschalige wetlands als de Lauwersmeer ook geldt voor de andere roofvogels die in deze gebieden voorkomen is echter niet bekend. Met name de Bruine Kiekendief komt veel voor in de polders. In het verleden is onderzoek gedaan naar prooi selectie en jaagstrategie van de verschillende soorten kiekendieven (Schipper 1973, Schipper et al. 1975). Ook het verschijnsel van polygamie bij de Bruine Kiekendief werd onderzocht in het kader van een eerder gezamenlijk project van de RUG en de RIJP (Altenburg et al. 1982). Er ontbreekt echter populatie-biologisch onderzoek naar reproductie, mortaliteit en dispersie, op basis waarvan inzicht zou kunnen worden verkregen in de functie van grootschalige wetlands voor de instandhouding van de Nederlandse populaties. Het eerste onderdeel van het huidige onderzoek is opgezet om deze leemte op te vullen. De Bruine Kiekendief is de soort waarop het demografisch onderzoek zich voornamelijk concentreert, gezien het relatief grote aantal broedparen. Bovendien zijn er door de RIJP vanaf 1975 vele honderden

jonge Bruine Kiekendieven geringd in Flevoland en in de Lauwersmeer. Voor de berekening van de mortaliteit zijn de terugmeldingen van deze vogels van groot belang. Verder zijn aanvullende gegevens verzameld van de Blauwe en de Grauwe Kiekendief, die in veel kleinere aantallen in bovengenoemde gebieden broeden.

In het tweede onderdeel van het onderzoek, met een meer toegepast karakter, wordt het effect van verschillende beheersvormen op de roofvogels onderzocht. De dichtheid van roofvogels en hun jaagsucces worden gekwantificeerd. Deze waarnemingen betreffen met name muizenetende soorten, zoals Torenvalk, kiekendieven en Ruigpootbuizerd. Op basis van dit onderzoek kunnen aanbevelingen worden gedaan voor het beheer van roofvogelpopulaties.

Behalve aan de roofvogels zelf is er in de polders in het verleden ook veel aandacht besteed aan een belangrijke prooi-soort, namelijk de Veldmuis. Een standaard vangprogramma om variaties in dichtheid van de Veldmuis te kunnen meten werd reeds van 1960 tot 1965 in Oostelijk Flevoland uitgevoerd (Cavé 1968).

Figuur 1.1
Schematische weergave van mogelijke relaties tussen prooiaanbod, jaagrendement en roofvogeldichtheid en biotische en abiotische factoren, alsmede het effect van beheer.



In de Lauwersmeer liep van 1981 tot 1992 een RUG vangprogramma waarbij meerdere keren per jaar werd gemonsterd in vaste proefvelden gelegen in onbegraasd en niet gemaaid biotoop. Door de RIJP werden in de Lauwersmeer, sinds 1984 een toenemend aantal proefvelden jaarlijks bemonsterd. Voor de beschrijving van de vangmethode wordt verwezen naar Beemster & Dijkstra (1991). De proefvelden waren zowel geconcentreerd in het centrale platengebied, waar seizoensbeweidings met pinken of paarden wordt toegepast, als ook in de Marnewaard, waar de vegetatie jaarlijks een of twee keer wordt gemaaid. In het Volkerakgebied werden de voormalige schorren en platen die, in mei 1987, na afsluiting van de Philipsdam permanent droogvielen, twee keer per jaar bemonsterd. Dit vangprogramma werd uitgevoerd door de RUG in opdracht van RWS, Dienst Weg- en Waterbouwkunde, en was opgezet om de kolonisatie van de drooggevalle gronden door muizen vast te leggen, en om te achter-

halen in hoeverre variaties in woelmuizendichtheid samenhangen met eigenschappen van de vegetatie, zoals soortensamenstelling, de hoogte en de procentuele bedekking (Dijkstra 1994).

In Figuur 1.1 wordt een schematisch overzicht gegeven van de mogelijke relaties tussen roofvogels en een aantal omgevingsvariabelen. Centraal in het systeem staat het jaagrendement (opbrengst per uur jagen) van de roofvogels, dat naar verwachting wordt bepaald door het voedselaanbod. Een faktor van belang voor het prooiaanbod vormt het abiotisch milieu (bijv. grondwaterstand) en biotisch milieu (bijv. vegetatiestructuur), dat op zijn beurt in hoge mate wordt bepaald door het gevoerde beheer. Verder is het aannemelijk dat het prooiaanbod, en het jaagrendement van de roofvogels, van invloed is op de demografie (reproductie, mortaliteit en dispersie), en daarmee op de roofvogeldichtheid.

De verschillende relaties zullen in het voorliggende rapport worden behandeld. Allereerst wordt het aantalsverloop van de roofvogels in de studiegebieden besproken (Hst. 3). Vervolgens worden de relaties tussen enerzijds voedselaanbod en vegetatiestructuur en anderzijds het jaagrendement en roofvogeldichtheid geanalyseerd (Hst. 4).

Reproductie, jaarlijkse mortaliteit en populatiedynamiek worden behandeld in Hoofdstuk 5. Het betreft onderzoek aan de Bruine Kiekendief, de soort met de meest uitgebreide dataset. In Hoofdstuk 6 staan de verschillende beheersvormen centraal. Effecten van "niets doen", inundatie, beweiding en maaien op de vegetatie, het prooiaanbod en de roofvogeldichtheid worden besproken. Tenslotte worden de resultaten geïntegreerd tot een algemene visie op het wetlandbeheer in relatie tot roofvogels (Hoofdstuk 7).

2 Studiegebieden

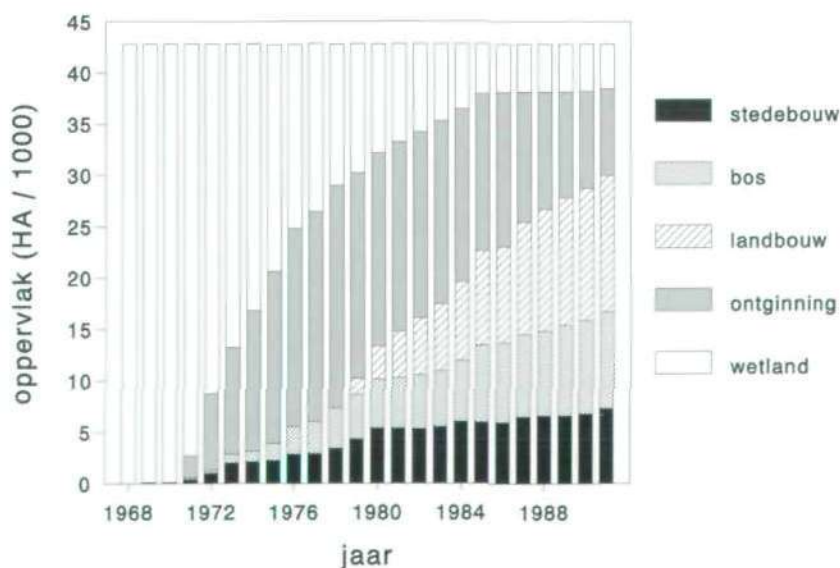
2.1 Zuidelijk Flevoland

Door inzaaien van Riet had zich in 1970, twee jaar na de drooglegging van Zuidelijk Flevoland (ca. 42.000 Ha) reeds een gesloten rietvegetatie ontwikkeld (Fig 2.1). In 1971 werd met de ontginning een begin gemaakt. Tien jaar later, in 1980, was reeds 80% van het totale oppervlak in cultuur gebracht. Op dat moment werd het grootste deel van de polder in beslag genomen door de "tijdelijke landbouw". Dit betrof een extensieve vorm van landbouw op begreppelde percelen, uitgevoerd door de toenmalige Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Er werden hoofdzakelijk granen, Koolzaad en Lucerne verbouwd. Vanaf 1979 werd er een begin gemaakt met de uitgifte van landbouwgronden aan particuliere boeren, waarna intensieve landbouw werd bedreven. De oppervlakte in beslag genomen door deze particuliere bedrijven nam in de jaren 80 snel toe ten koste van de tijdelijke landbouw. Omstreeks 1980 werd $\pm 10\%$ van het totale oppervlak van de polder in beslag genomen door jonge bosaanplant. In de tweede helft van de jaren 80 had zich reeds op veel plaatsen een hoogopgaand dicht bos gevormd. De stedelijke ontwikkeling in het Noordwestelijk deel van de polder bracht met zich mee dat rond 1990 \pm éénzesde deel van het totale oppervlak was bebouwd (Fig. 2.1). Na 1990 kwamen alleen in de natuurgebieden de Oostvaardersplassen en de Lepelaarplassen nog grote oppervlaktes overjarig riet voor (Zijlstra & Dijkstra 1994, van Rijn et al 1995).

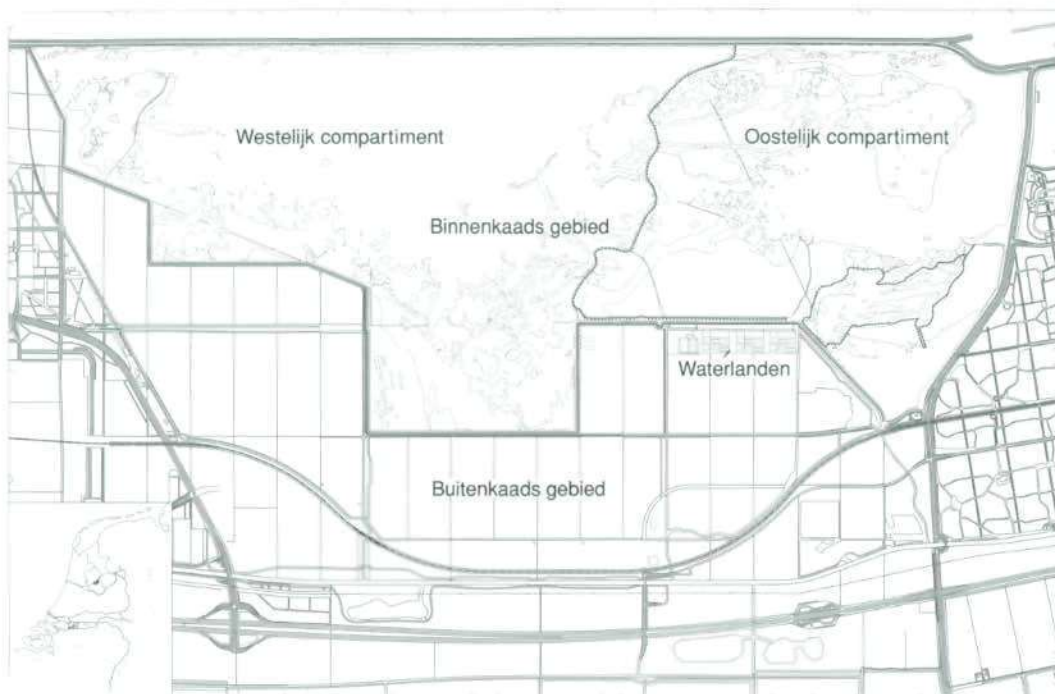
2.2 Oostvaardersplassen

Toen in 1968 Zuidelijk Flevoland droogviel, bleef in het laagste deel van de polder, op de hoek van de Oostvaardersdijk en de Knardijk, water staan: de Oostvaardersplassen (Fig. 2.2). Reeds kort na de inpoldering werd de grote waarde van het gebied onderkend; in 1969 stelde de

Figuur 2.1
Overzicht van de ontginning van Zuidelijk Flevoland na de drooglegging in 1968.



.....
Figuur 2.2
 Overzicht van de Oostvaardersplassen
 in 1991.



Adviescommissie Natuurterreinen van de RIJP voor om de plassen voorlopig te reserveren als natuurgebied. In het midden van de jaren 70 rukte de ontginning op een dreigde het gebied uit te drogen. In 1975 werd een kade aangelegd, die afstroming van water moest voorkomen. Met behulp van pompen kon in droge perioden water van buiten het gebied worden aangevoerd. Vanaf 1976 was de waterstand in het gebied aanzienlijk hoger dan voorheen. Er ontstond een moerasgebied van 36 km².

In de loop van de jaren 70 groeide het besef dat het gebied een droge randzone ontbeerde. Met de oprukkende ontginning konden vogels steeds minder gebruik maken van gebieden buiten de Oostvaardersplassen. In 1982 werd aan het binnenkaadse gebied daarom een droog buitenkaads gebied toegevoegd (20 km²). Hiervoor werd de spoorlijn Lelystad - Almere omgelegd. Het nieuw toegevoegde terrein kende een half cultureel verleden. Het gehele gebied was verkaveld, en deels in landbouwkundige exploitatie.

In 1984 werd in het westelijk deel van het buitenkaadse gebied jaarrondbeweiding met Heckrunderen gestart; in 1986 volgden Konikpaarden. In de jaren daarna vond geleidelijk een groei van het aantal dieren plaats. In het oostelijk deel van het buitenkaadse gebied vond vanaf 1982 op beperkte schaal seizoensbeweiding plaats; vanaf 1991 werd het aantal dieren fors uitgebreid. In 1992 werd besloten dat de Oostvaardersplassen in de toekomst integraal worden beweide door middel van jaarrondbeweiding. In dat jaar vond al een uitbreiding van het jaarrondbeweidingsgebied in oostelijke richting plaats.

In het binnenkaadse gebied liep de soortenrijkdom van vogels in het begin van de jaren 80 terug. Het areaal open water nam sterk toe; de oppervlakte van kleinschalige moerasvegetaties, van groot belang voor moerasvogels, nam af. Daarom werd in 1987 gekozen voor een gefaseerd waterpeilbeheer. In dat jaar werd in het binnenkaadse gebied een drempel

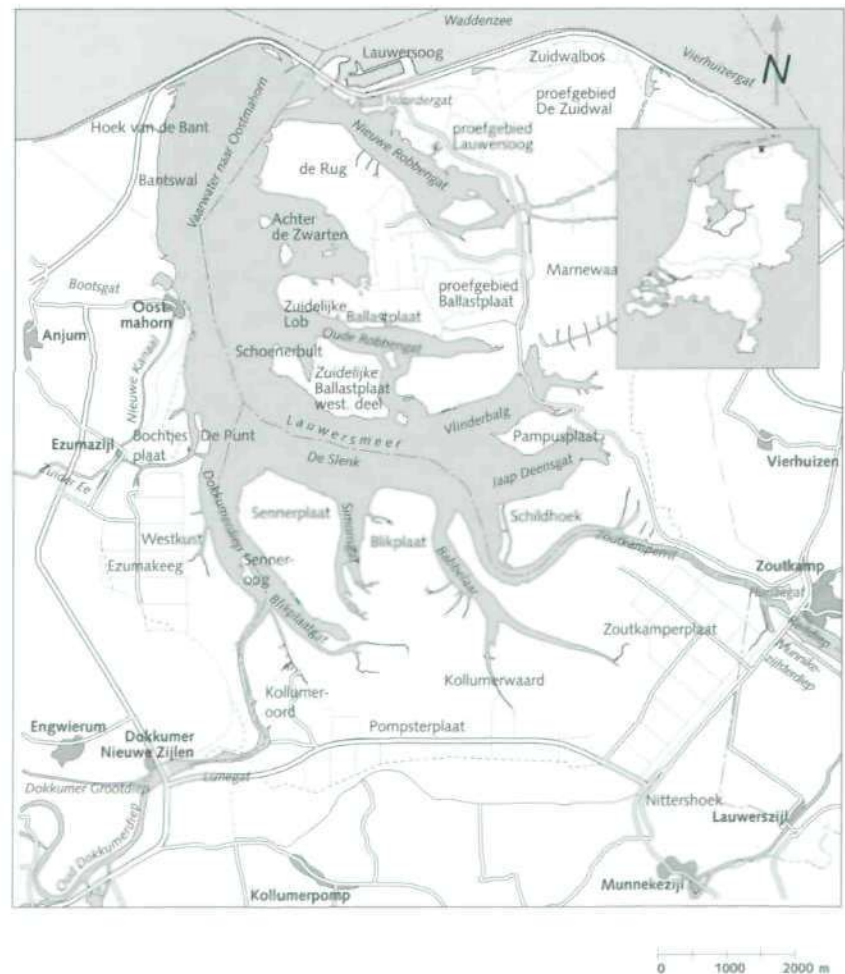
aangelegd, waardoor een westelijk en een oostelijk peilgebied ontstond. Het westelijk peilgebied werd in 1987 drooggezet; in het oostelijk peilgebied werd het waterpeil iets verhoogd. Het westelijk peilgebied bleef droog over een periode van 4 jaar (1987-90); in deze periode vond opnieuw vestiging van vegetatie plaats. Vanaf 1991 werd het waterpeil geleidelijk verhoogd; in 1994 werd het uiteidelijke streefpeil bereikt. Figuur 2.2 geeft een overzicht van de Oostvaardersplassen in 1991, met daarin de onderscheiden deelgebieden. Het gebied is vanaf 1968 tot heden in beheer bij RWS, dir. IJsselmeergebied.

2.3 Lauwersmeer

Door het gereedkomen van de zeedijk op 23 mei 1969 werd de Lauwerszee afgesloten van de Waddenzee. In het ingepolderde gebied werd er naar gestreefd het waterpeil te handhaven op ongeveer het laagwaterniveau van voor de afsluiting (88 cm - NAP). Totaal werd een oppervlak van 91 km² aan de Waddenzee onttrokken, verdeeld over 67 km² land en 24 km² water. Grofweg kunnen worden onderscheiden: de (voormalige) kwelder langs de rand van de polder, de centrale platen en de Marnewaard. Figuur 2.4 geeft een overzicht van de Lauwersmeer in 1994.

Op de lutumrijke kwelder langs de rand van de polder vond na de inpoldering een snelle ontziltiging van de bodem plaats, waardoor reeds in 1970

Figuur 2.3
Overzicht van de Lauwersmeer in
1994.



over grote oppervlaktes grazige ruigtes ontstonden (Timmerman 1971). Het gebied werd in de periode 1970-75 ontgonnen tot landbouwgrond (20 km²). Het oostelijk landbouwgebied en een deel van het zuidelijk landbouwgebied kwamen direct in particuliere handen, de overige gronden werden tijdelijk geëxploiteerd door de toenmalige Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders (RIJP), en later DFL. Uitgifte van landbouwbedrijven vond plaats in de periode 1987-93. Vanaf 1989/90 werd een toenemend oppervlak staatslandbouwgebied braak gelegd. Deze gronden zijn later aan het natuurgebied toegevoegd. In de meeste gevallen werd de vegetatie jaarlijks één maal gemaaid. Op beperkte schaal werden gebieden in beweiding genomen.

Het centrale deel van de Lauwersmeer heeft de bestemming natuur. De oppervlakte van het platengebied is ongeveer 28 km². Als gevolg van verschillen in stroomsnelheid voor de inpoldering is de bodem van de noordelijke platen over het algemeen lichter dan die van de zuidelijke platen. Om dezelfde reden is de bodem van de hogere plaatdelen lichter dan die van de lagere plaatdelen. Dit is van invloed op de vochtigheid van de platen en de produktie van de vegetatie (Drost et al. 1983). De hoogste delen van de platen liggen ongeveer een meter boven het streefpeil van het meer. De platen hebben een natuurlijke afwatering; in de maanden oktober tot en met maart staat het grondwater over het algemeen tot aan het maaiveld, in de zomer kan het grondwater niveau diep uitzakken (Slager 1985). Omdat de Lauwersmeer een boezem is, overstroomt de lagere plaatdelen in de wintermaanden regelmatig. In het gehele centrale platengebied vond aanvankelijk een natuurlijke successie van de vegetatie plaats. Vanaf 1982 werd bijna de helft van het gebied in het zomerhalfjaar

Vanuit de lucht is nog steeds goed te zien dat de Lauwersmeer een voormalig deel van de Waddenzee is. Augustus 1986 (foto Nico Beemster).



beweid met paarden en/of pinken. In 1989 werd op de Zoutkamperplaat een proef gestart met jaarrondbeweiding van Konikpaarden en Schotse Hooglanders.

In het grootste deel van de Marnewaard vond tot het begin van de jaren 80 een natuurlijke successie van de vegetatie plaats. Het gebied was min of meer vergelijkbaar met de centrale platen. In de periode 1983-85 werd de Marnewaard ingericht als militair oefenterrein (15 km²). Hiervoor was diepe ontwatering noodzakelijk. Het gebied werd deels met bos ingeplant (5 km²). Het resterende oppervlak (10 km²) wordt jaarlijks gemaaid; Als gevolg van intensieve bemesting treedt er geen verschraving van de vegetatie op. In 1987 vonden de eerste militaire oefeningen plaats. Het gebied was vanaf 1969 tm 1992 in beheer bij RWS, daarna bij Staatsbosbeheer.

2.4 Krammer-Volkerak

Door de voltooiing van de Philipsdam in april 1987, en de daarmee gepaard gaande afsluiting van het getijdewater, is er bij een peilbeheer van N.A.P. in totaal ca. 1780 ha. grond permanent drooggevalle, bestaande uit voormalige schorren en slikken (Dijkstra 1994). De schorren hebben overal een lutumrijke en dus voedselrijke bovenlaag. Op de slikgedeelten komt een lutumarme bovengrond voor (Slager 1989). Als gevolg van het doorspoelen met zoet water afkomstig uit het Hollands Diep was het Krammer-Volkerakmeer binnen een jaar ontzilt. Ook het grondwater in de bovenlaag op de voormalige schorren was reeds in 1988 grotendeels ontzilt, terwijl dit proces op de laagstliggende slikken veel langzamer verliep en in 1992 nog niet was voltooid (Slager p.m.). De voormalige schorren liggen alle meer dan een meter boven N.A.P. (meerpeil) en de grondwaterstand in dit biotoop lag na de afsluiting continu ruim beneden het maaiveld. De drooggevalle slikken en platen daarentegen varieerden in hoogte en de grondwaterstand reikte hier vooral 's winters regelmatig tot op het maaiveld en de laagstgelegen plaatsen overstroonden nu en dan als gevolg van variaties in het meerpeil en stuwing (Slager 1989). Op de voormalige schorren was reeds in 1987, meteen na de afsluiting sprake van een gesloten vegetatie, vooral bestaande uit zouttolerante soorten. Tijdens de onderzoeksperiode (tot 1992) was hier sprake van een snelle verruiging van de vegetatie gevolgd door een sterke uitbreiding van Duinriet (Dijkstra 1994). Op de slikken en de platen was na de afsluiting nauwelijks vegetatie aanwezig, en ook aan het eind van de onderzoeksperiode was hier nog sprake van een zeer open vegetatiestructuur. De drooggevalle gronden hebben een natuurbestemming en zijn sinds 1992 in beheer bij de Stichting Natuurmonumenten, de Stichting Zeeuws Landschap, en Staatsbosbeheer.

3 Soorten

In de onderzoeksgebieden bestaat de groep roofvogels van het open wetlandbiotoop uit 10 soorten. Genoemde soorten verschillen onderling in status (periode van aanwezigheid; al of niet broedvogel), prooikeuze en jaagmethode (tabel 3.1).

Tabel 3.1

Schematisch overzicht van status, prooikeuze en jaagmethode van roofvogels van het open wetlandbiotoop in de onderzoeksgebieden Zuidelijk Flevoland (met Oostvaardersplassen) en Lauwersmeer (prooikeuze / jaagmethode: belangrijk **, minder belangrijk *, onbelangrijk -).

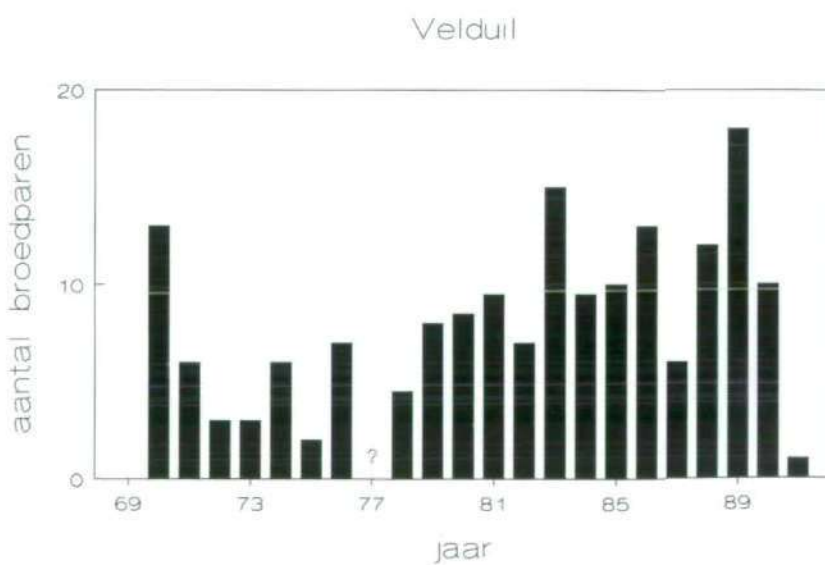
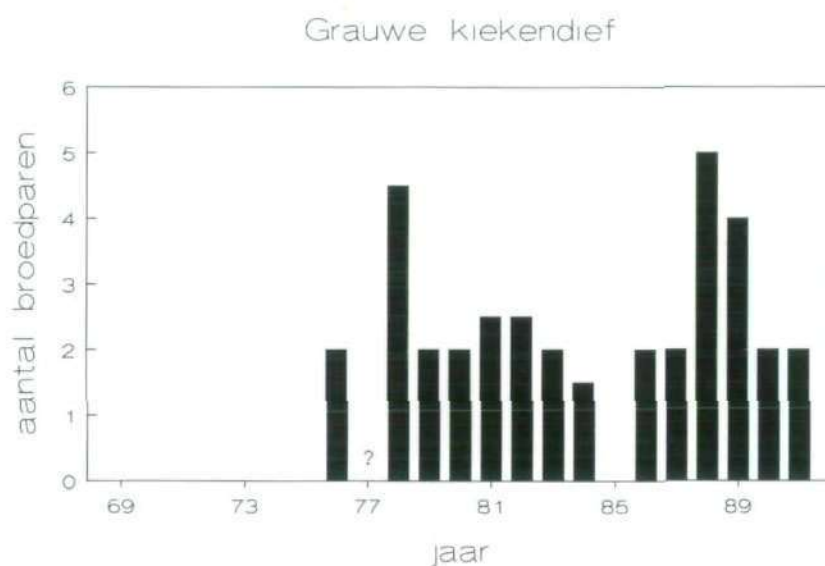
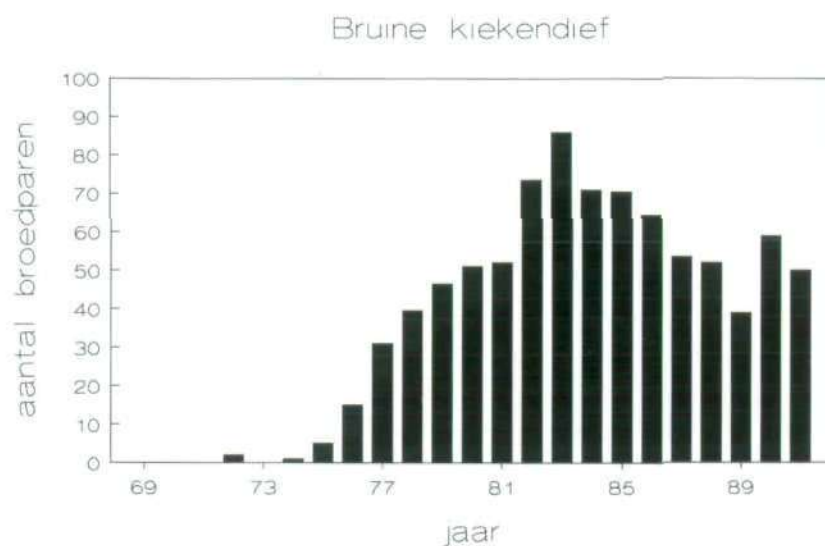
Soort	Status (Zomergast/ wintergast/ broedvogel)	Prooitype		Jaagmethode			
		Veld muizen	Vogels	Aas	vlieg. jagen	bidd. jagen	uit zit jagen
Zeearend	- w -	-	**	*	**	-	*
Bruine Kiekendief	z - b	**	**	-	**	-	*
Blauwe Kiekendief	z w b	**	*	-	**	-	*
Grauwe Kiekendief	z - b	**	*	-	**	-	-
Buizerd	z w b	**	-	*	-	*	**
Ruigpootbuizerd	- w -	**	-	*	-	**	*
Torenvalk	z w b	**	*	-	-	**	*
Smelleken	- w -	-	**	-	**	-	-
Slechtvalk	- w -	-	**	-	**	-	-
Velduil	z w b	**	-	-	**	*	-

De Blauwe Kiekendief (m, adult). Deze soort overwintert frekvent in de polders en in de Oostvaardersplassen komt hij ook voor als broedvogel, in tegenstelling tot de Lauwersmeer. (copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter)



Figuur 3.1

Het aantal broedparen van Bruine Kiekendief, Grauwe Kiekendief en Velduil in de Lauwersmeer, sinds de inpolde-ring in 1969.



.....
Het vrouwtje van de Grauwe Kiekendief met prooi boven het nest. De kleinste van de drie kiekendieven heeft vaak een zeer uitgestrekt jaagterrein. In de polders zijn veldmuizen en zanger-tjes de belangrijkste prooi-soorten.
(copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter).



3.1 Status

Van de kenmerkende roofvogels van het open wetlandbiotoop komen vier soorten het gehele jaar voor (Blauwe Kiekendief, Buizerd, Torenvalk en Velduil). Twee soorten zijn echte zomervogels, die overwinteren in Zuid Europa of Afrika (Bruine en Grauwe Kiekendief). Van de eerste soort overwinteren jaarlijks enkele vogels in de Oostvaardersplassen (Zijlstra 1987, van Rijn et al. 1995). Vier soorten komen alleen in de winterperiode voor (Zeearend, Ruigpootbuizerd, Smelleken, Slechtvalk). Zeearenden worden vooral in Flevoland en de Oostvaardersplassen gezien, Slechtvalken vooral in de Lauwersmeer. Beemster (1994) en van Rijn et al. (1995) gaan in meer detail in op de aanwezigheid van roofvogels in de loop van het jaar. Roofvogels die in het zomerhalfjaar aanwezig zijn, betreffen voor een belangrijk deel broedvogels (cf. tabel 3.1). De meest kenmerkende broedvogels zijn de drie soorten kiekendieven en de Velduil. Deze soorten broeden op de grond, en konden zich daarom reeds kort na de inpoldering vestigen (figuur 3.1). Na een aantal jaren nam het aantal broedparen van deze soorten af. Torenvalken broeden vooral in speciaal voor hen opgehangen nestkasten. Buizerds broeden sinds kort in jong bos (al of niet aangeplant).

3.2 Prooikeuze

Roofvogels van het open wetlandbiotoop benutten diverse voedselbronnen. In de onderzoeksgebieden zijn dat vooral Veldmuizen, diverse soorten vogels en aas (tabel 3.1). Deze gegevens zijn gebaseerd op waarnemingen in het veld, vondsten van prooiresten en analyse van braakballen. Van de tien genoemde roofvogels jagen 6 soorten vooral op Veldmuizen en 3 soorten vooral op vogels. Één soort (de Bruine Kiekendief) jaagt zowel op Veldmuizen als op vogels. Aas is voor geen enkele soort de belangrijkste voedselbron. Soorten die vooral op Veldmuizen jagen zijn over het algemeen veel talrijker, dan soorten die vooral op vogels jagen (cf. Beemster 1994, van Rijn et al. 1995).

3.3 Jaagmethode

Roofvogels gebruiken verschillende jaagmethoden: vliegend jagen, biddend jagen (= stationair vliegen) en uit zit jagen (tabel 3.1). Alle soorten hebben één jaagmethode die bij voorkeur wordt gebruikt; de meeste soorten benutten regelmatig een tweede jaagwijze. Kiekendieven en Velduil jagen vooral vliegend, Torenvalk en Ruigpootbuizerd met name biddend en de Buizerd jaagt vooral uit zit. Biddend jagen kan worden gezien als een gespecialiseerde jaagmethode op relatief langzame prooien (kleine zoogdieren, insecten, vissen). Ook uit zit jagende soorten jagen gewoonlijk op trage prooidieren. Vliegend jagen is minder gespecialiseerd dan beide andere jaagmethoden en staat ook het jagen op relatief snelle prooien (vogels) toe.

Behalve variatie in jaagmethode, bestaat er onder roofvogels ook variatie in gewicht en structurele maten. Deze eigenschappen zijn van invloed op het jaaggedrag. Van de biddend jagende soorten is de Ruigpootbuizerd groot en zwaar, de Torenvalk klein en licht. Onder de vliegend jagende kiekendieven is de Bruine Kiekendief relatief groot en zwaar, de Blauwe Kiekendief heeft een intermediair gewicht en relatief korte vleugels, terwijl de Grauwe Kiekendief een lichtgewicht is met opmerkelijk lange vleugels. Ook de Velduil is licht van gewicht, maar heeft afgeronde vleugels. De Buizerd, die vooral uit zit jaagt, heeft een gewicht dat vergelijkbaar met

.....
De Velduil is een typische Veldmuisspecialist en is veelal in redelijke aantallen present als deze prooi soort hoge dichtheden bereikt. (foto Dick Boshoff).



dat van de Ruigpootbuizerd, maar aanzienlijk kortere vleugels (cf. Beemster & van Rijn 1995). In dit rapport wordt verder niet ingegaan op uit zit jagen. In het open en vlakke wetland-biotop is het een minder karakteristieke jaagwijze.

Jaagmethode, gewicht en structurele maten zijn bepalend voor de energetische kosten van jagen. Voor biddend jagende roofvogels zijn de energetische kosten hoog. Met betrekking tot vliegend jagende roofvogels bestaan er grote verschillen tussen de soorten: voor traagvliegende kiekendieven zijn deze relatief laag, voor explosief jagende Slechtvalken en Smellekens juist hoog. De energetische kosten van uit zit jagen zijn laag (cf. Masman 1986). De kosten van jagen zijn van invloed op de tijdsduur die een vogel per dag aan jagen kan besteden en daarmee onder andere op de afstand die vogels vanaf het nest jagen. Torenavalken (een biddend jagende soort) jagen maximaal 3.5 uur per dag (Masman 1986), voor vliegend jagende Grauwe Kiekendieven is dat zeker 12 uur (eigen waarnemingen). Uit zit jagende soorten kunnen een groot deel van de dag aan jagen besteden. In de onderzoeksgebieden werden per soort de volgende maximum-afstanden vastgesteld: Grauwe Kiekendief (9 km), Blauwe Kiekendief (5 km), Bruine Kiekendief (5 km), Buizerd (3 km), Torenavalk (2 km) en Velduil (1.5 km).

4 Voedselaanbod en vegetatiestructuur

In dit hoofdstuk wordt ingegaan op de dichtheid en het jaaggedrag van roofvogels, afhankelijk van voedselaanbod en vegetatiestructuur. De "optimal foraging theory" voorspelt dat predatoren hun netto opnamesnelheid trachten te maximaliseren (Pyke et al. 1977). Daarom mag verwacht worden dat jagende roofvogels hun jaagactiviteiten zullen concentreren in gebieden waar het jaagrendement (voedselopname per uur jagen) het hoogst is. Eerder werd verondersteld dat het jaagrendement wordt bepaald door het voedselaanbod en / of de structuur van de vegetatie (figuur 1.1). Bij een hogere prooidichtheid mag verwacht worden dat jagende roofvogels vaker een prooi waarnemen, daarom frequenter stoten en een hoger jaagrendement behalen. De structuur van de vegetatie is naar verwachting van invloed op de zichtbaarheid en vangbaarheid van prooien voor roofvogels. Mogelijk treden hierbij verschillen op tussen soorten, afhankelijk van jaagmethode, gewicht en structurele maten. De analyse beperkt zich tot op Veldmuizen jagende roofvogels. In vergelijking met op vogels jagende roofvogels zijn deze soorten relatief talrijk, terwijl hun jaagrendement relatief eenvoudig is te bepalen. Daarnaast is het aanbod van Veldmuizen is relatief eenvoudig te kwantificeren. Bij (prooi)vogels hebben we te maken met allerlei verschillende soorten, die aantrekkelijk zijn als voedselbron.

In de Lauwersmeer en de Oostvaardersplassen vinden sinds lange tijd roofvogeltellingen plaats. In de Lauwersmeer worden roofvogels geteld tijdens algemene vogeltellingen, in de Oostvaardersplassen betreft het tellingen van uitsluitend roofvogels (Beemster 1994, Van Rijn et al. 1995). Uit deze tellingen werd de aanwezigheid van roofvogels per winter (van juli - juni) of per zomer (januari - december) berekend, afhankelijk van het zwaartepunt van het voorkomen van een soort. In de Lauwersmeer werd als maat voor aanwezigheid gekozen voor het aantal vogeldagen per km² per winter / zomer. Een vogeldag is gedefiniëerd als een vogel welke één dag in een gebied verblijft. Het aantal vogeldagen in een periode tussen twee tellingen kan worden geschat door het gemiddeld aantal vogels op deze data te vermenigvuldigen met het aantal dagen tussen de tellingen. Vervolgens werd het aantal vogeldagen gesommeerd per winter/zomer. In de Oostvaardersplassen was het gedrag van alle waargenomen roofvogels bekend (biddend of vliegend jagen, vliegen, zitten). Voor vliegend of biddend jagende soorten werd gekozen voor het aantal vogeldagen van uitsluitend jagende vogels; deze maat geeft het beste beeld van het gebruik van het gebied als jaagterrein.

Waarnemingen aan het jaaggedrag van op Veldmuizen jagende roofvogels vonden plaats in de periode oktober 1989 tot en met maart 1994. Het jaaggedrag werd gekwantificeerd per landschapstype. Hierbij werden waarnemingen geselecteerd waar muizen meer dan 90% van de gevangen prooien uitmaakten. De meeste gevangen muizen waren Veldmuizen (Beemster 1994, van Rijn & Winter 1994, Jobse 1994, van de Brugge 1995). Roofvogels werden met name gevolgd van half juni t/m eind juli, wanneer ze jongen verzorgen en relatief veel actief zijn, en van eind oktober t/m half november, wanneer de relatieve veldmuisdichtheid relatief hoog is en vergelijkende waarnemingen in korte tijd verzameld kunnen worden. In de winter 1993/94 werden ook waarnemingen gedaan in de eerste helft van januari en maart (Torenvalk en Ruigpootbuiszard; cf.

Beemster & van Rijn 1995). Het merendeel van de waarnemingen werd gedaan aan drie soorten: Torenvalk, Ruigpootbuizerd en Grauwe Kiekendief. Torenvalken werden zowel in jongenfase als in de winter gevolgd, Grauwe Kiekendieven in de zomer en Ruigpootbuizerds in de winter. Het waarnemen van jagende roofvogels gebeurde meestal door een team van twee waarnemers. Observaties vonden gewoonlijk plaats vanuit een auto. In oktober - maart werd de gehele daglichtperiode waargenomen; in juni-juli meestal van 8.30 - 17.30. Soms werden individuele vogels gevolgd, andere keren een groep van vogels. In juni - juli werden gewoonlijk ♂♂ gevolgd; in oktober - maart werd geen selectie gemaakt t.a.v. geslacht of leeftijd. Voor de vergelijkbaarheid van de waarnemingen werden alleen gegevens gebruikt bij intermediaire windsnelheden (2-3 t/m 5-6 Beaufort). Het jaaggedrag werd vastgelegd met behulp van standaardprocedures, om de data strikt vergelijkbaar gehouden. Voor meer informatie wordt verwezen naar Beemster & van Rijn (1995). Uit het protocol werden berekend:

1. De stootfrequentie: het aantal stoten per uur biddend / vliegend jagen
2. Het stootsucces: het aantal succesvolle stoten / totaal aantal stoten
3. Het jaagrendement: het aantal succesvolle stoten per uur biddend / vliegend jagen

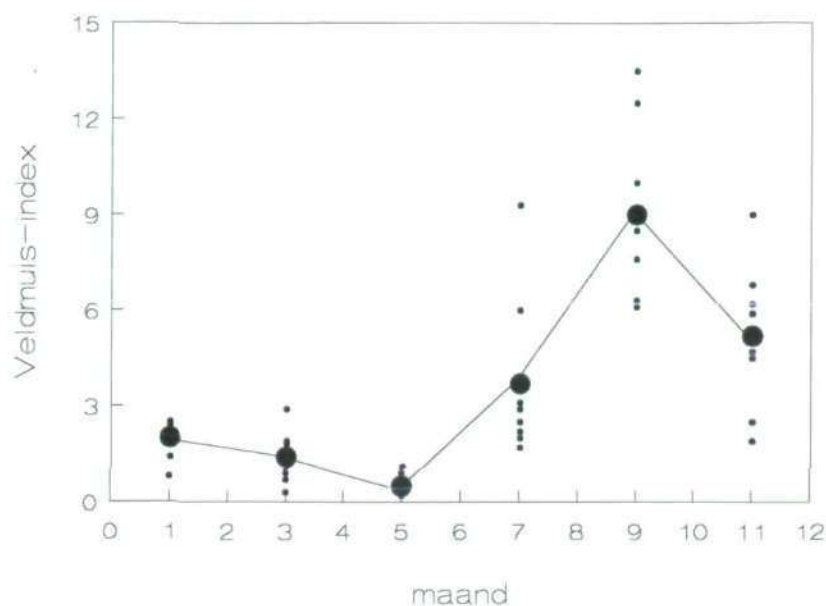
De relatieve veldmuiscichtheid werd gekwantificeerd volgens de methode van Hörnfeldt (1978). Bij deze methode worden muizen gevangen in vallinies van 10 stations. De onderlinge afstand tussen de stations is telkens 10 meter. Per station worden binnen een straal van 2 meter 5 klapvallen uitgezet. De vallen worden zoveel mogelijk geplaatst bij holletjes en looppaadjes. Als lokaas wordt peen gebruikt. Na het plaatsen van de vallen worden deze dagelijks gecontroleerd; bij de derde controle worden de vallen weggehaald. Dit resulteert in $10 \text{ (stations)} \times 5 \text{ (vallen)} \times 3 \text{ (valdagen)} = 150 \text{ valdagen per vallinie}$. In gebieden waar intensieve beweiding plaatsvond werden muizenvelden tijdelijk uitgerasterd. Voor ieder landschapstype werd het aantal gevangen veldmuizen per 100 valdagen berekend; in het vervolg zal hiervoor de term "veldmuiscichtheid" worden gebruikt. Voor meer informatie wordt verwezen naar Masman (1986), Beemster & Dijkstra (1991), Dijkstra (1994) en Beemster & van Rijn (1995).

In de periode 1989-93 werd in een groot aantal landschapstypen in de Oostvaardersplassen en de Lauwersmeer twee of drie maal per jaar de veldmuiscichtheid gekwantificeerd. (cf. Beemster & Dijkstra 1991). Muizen werden gevangen in de eerste helft van maart, de tweede helft van juli en de eerste helft van oktober. In dit rapport wordt tevens gebruik gemaakt van gegevens, die werden verzameld buiten het kader van dit project. Onderzoekers van de RuG vingen in de periode 1981-89 in de Lauwersmeer 6x per jaar muizen (januari, maart, mei, juli, september, november). Beemster ving vanaf 1984 in oktober muizen op de Schildhoek, en vanaf 1986 ook in de Marnewaard. Dijkstra (1994) volgde de natuurlijke succesie van muizen in het Krammer Volkerak (project DWW); hij bemonsterde muizen in juli en september.

Na elke muizencensus werden per station van een vallinie metingen aan de structuur van de vegetatie verricht. In de eerste plaats werd de gemiddelde hoogte van de vegetatie bepaald. Dit gebeurde door een schijf met een doorsnede van 50 cm en een gewicht van 320 gram via een geleidebuis op de vegetatie te laten rusten. Dit gebeurde bij elk station 5 maal,

Figuur 4.1

De gemiddelde veldmuisindex in de loop van het jaar in de Lauwersmeer in de periode 1981-89. Tevens worden de waarden uit de afzonderlijk jaren weergegeven. (RuG-velden 30-39; cf. Beemster & Dijkstra 1991).



per vallinie dus 50 maal. Uiteindelijk werd een gemiddelde per landschapstype bepaald. In de tweede plaats werd de gemiddelde bedekking van de vegetatie gemeten. Hierbij werd gebruik gemaakt van een metalen pen van 1.5 meter, waarop om de 5 cm (in totaal 15 maal) rood tape was gewikkeld. Van boven oogden deze stukjes tape als vierkantjes van 13 bij 13 mm. De metalen pen, buigzaam en met een scherpe punt, werd voorzichtig over de bodem door de vegetatie gedrukt. Vervolgens werd vanaf 1.80 meter hoogte van elk vierkantje bepaald welk deel zichtbaar was. Hierbij werden 5 klassen onderscheiden: 0%, 25%, 50%, 75% en 100%. De meting werd bij elk station 2 maal uitgevoerd, per vallinie dus 20 maal. Uit deze metingen is een gemiddeld "doorzicht" te berekenen. De gemiddelde bedekking van de vegetatie is dan $100\% - \text{"doorzicht"}$.

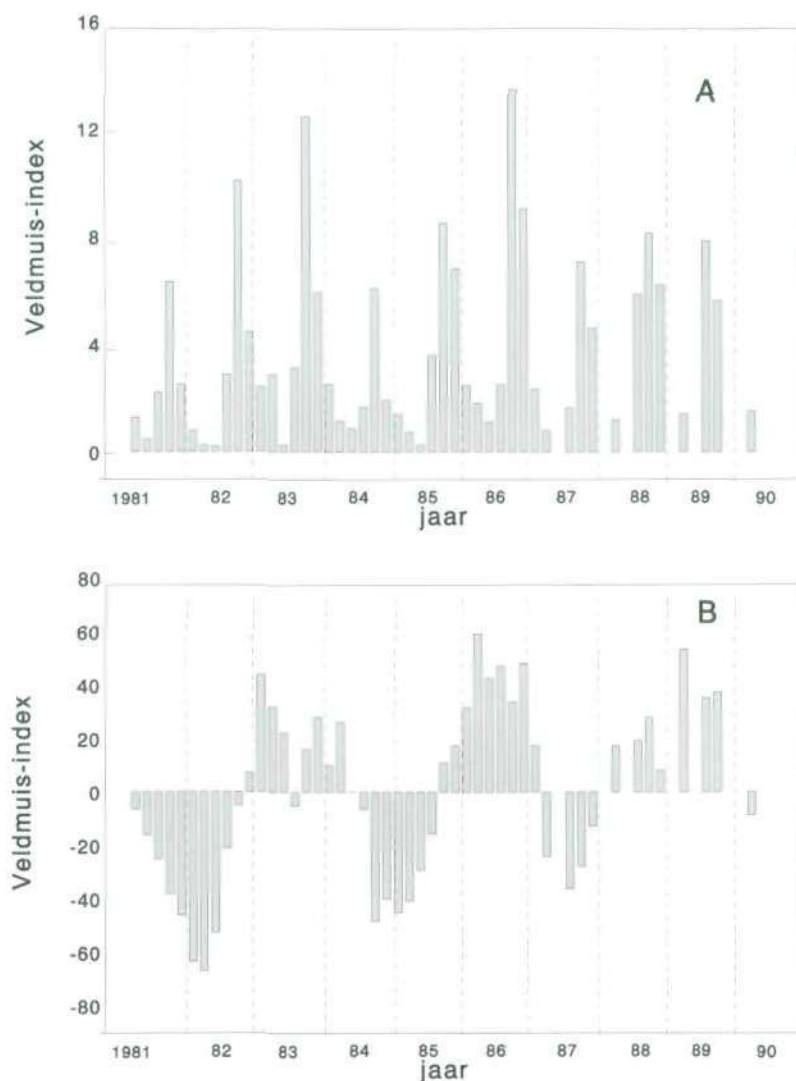
4.1 Variatie in voedselaabod: Veldmuizen

Door seizoensgebonden reproductie en variatie in mortaliteit, is de populatiegrootte van veel organismen seizoensafhankelijk. Bij de Veldmuis is sprake van een voorspelbaar aantalsverloop over het jaar (figuur 4.1.). De laagste aantallen worden gevangen in het voorjaar, aan het begin van de reproductieperiode, en de hoogste aantallen in het najaar. De vangsten in mei geven waarschijnlijk een onderschatting van de werkelijke veldmuisdichtheid, als gevolg van de lage vangbaarheid in deze periode (Hoogeboom et al. 1984). Gedurende het broedseizoen van muizenetende roofvogels (april - juli) is de veldmuisindex dus relatief laag.

Van woelmuizen is bekend, dat de aantallen veelal een driejaarlijkse cyclus vertonen (Jonkers & Van Wijngaarden 1975, Hanson & Hentonen 1988, Steen et al. 1990). Veldmuispiekjaren in de Lauwersmeer waren 1970 en 1971, 1974, 1977, 1980, 1983, 1986, 1990 en 1993. Figuur 4.2. geeft een overzicht van veranderingen in de veldmuisindex in de Lauwersmeer in de periode 1981-89. De figuur is gebaseerd op tweemaandelijks vangsten. In figuur 4.3.A is de gemiddelde veldmuisindex over 10 vangplaatsen weergegeven. Om de meerjarige veranderingen overzichtelijker te maken, is de veldmuisindex per vangperiode ook uitgedrukt als het percentage van het maandgemiddelde over de 9 jaren (figuur 4.2.B).

Figuur 4.2

A. De veldmuisindex in de Lauwersmeer in de periode 1981-89.
B. De relatieve veldmuisindex in de Lauwersmeer in de periode 1981-89. De relatieve veldmuisindex in iedere vangperiode is het percentage van het gemiddelde over alle jaren (3 punts doorlopend gemiddelde). RuG-velden 30-39; cf. Beemster & Dijkstra 1991).

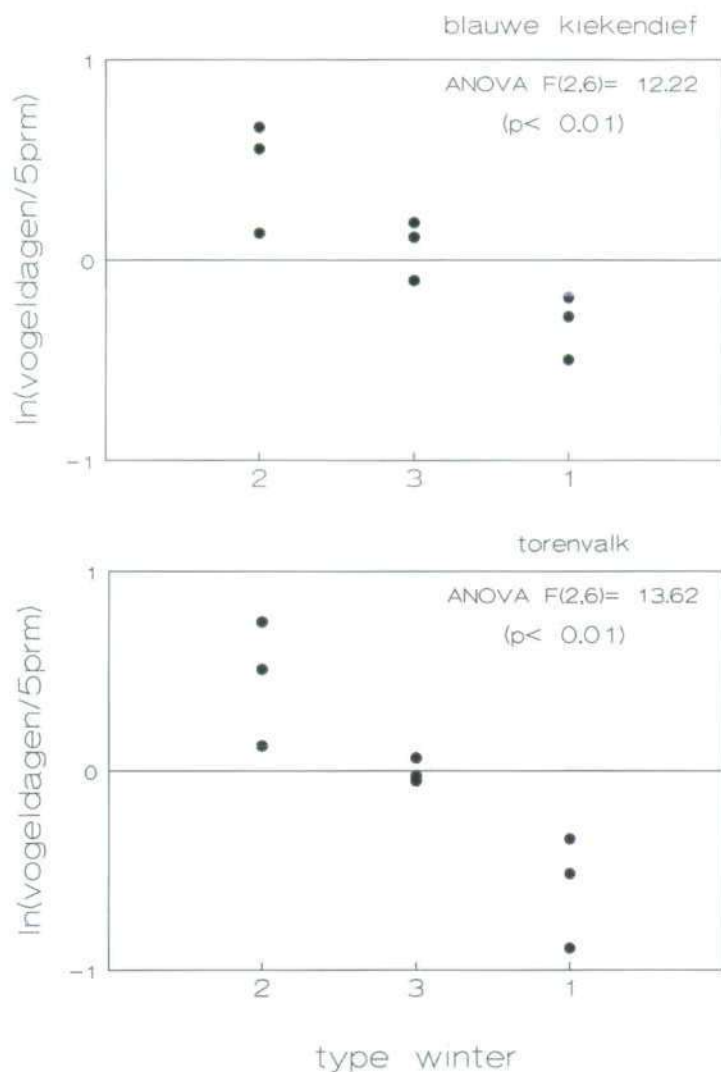


4.2 Roofvogeldichtheid, voedselaanbod en vegetatiestructuur

Een eerste voorbeeld dat het aanbod van Veldmuizen van directe invloed is op de aanwezigheid van op muizen jagende roofvogels komt van de centrale platen in de Lauwersmeer, met een natuurlijke successie van de vegetatie. In de periode 1974/75 - 82/83, toen de platen vooral bedekt waren met grazige vegetaties en Veldmuizen talrijk waren, vertoonden Blauwe kiekendief en Torenvalk een 3-jaarlijkse cyclus in aanwezigheid. Voor beide soorten kon variatie in aanwezigheid worden verklaard door het type winter (figuur 4.3). De relatieve aanwezigheid van Blauwe kiekendief en Torenvalk was hoog in winters voor een muizenpiekjaar, intermediair in winters na een muizenpiekjaar en laag in winters na een muizenvaljaar. Ter controle werd de analyse ook uitgevoerd voor een vogeljager, de Slechtvalk. Deze soort vertoonde, zoals verwacht mocht worden, geen cyclische variaties in aanwezigheid (ANOVA, $F(2,6) = 1.90$ ($n = 9$); NS). Na 1982/83 vertoonden Veldmuizen, op platen met een natuurlijke successie van de vegetatie, niet meer een driejaarlijkse cyclus. Onder invloed van ontwikkelingen in de vegetatie werden de platen in de loop der jaren steeds vochtiger, met als gevolg dat Veldmuizen alleen nog in zeer droge zomers talrijk waren (cf. Beemster 1994).

Figuur 4.3

Jaarlijkse variaties in de aanwezigheid van Blauwe kiekendief (A) en Torenvalk (B), afhankelijk van het type winter (2 = winter voor een muizenpiekjaar, 3 = winter na een muizenpiekjaar, 1 = winter na een muizendaljaar). Lauwersmeer, centrale platen met een natuurlijke successie van de vegetatie; periode 1974/75 - 1982/83. In totaal zijn dit 9 winters. Om de invloed van lange termijn veranderingen te reduceren, zijn de data uitgedrukt als (natuurlijke logaritme van de) fractie van het 5 jaars lopend gemiddelde.

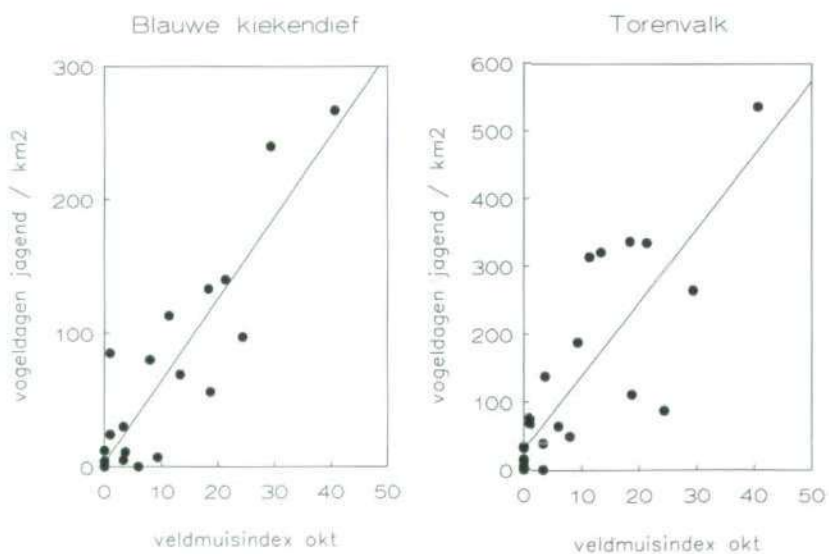


In de onderzoeksperiode werd onderzocht, of naast veldmuisaanbod, ook de structuur van de vegetatie, van invloed is op de aanwezigheid van roofvogels. In de Oostvaardersplassen en de Lauwersmeer werd per land-
 schapstype de aanwezigheid van roofvogels, de veldmuisindex en de
 vegetatiestructuur vastgesteld. Vervolgens werd geanalyseerd of variatie
 in de aanwezigheid van op Veldmuizen jagende roofvogels (per winter)
 kon worden verklaard door variatie in de veldmuisindex (in oktober) en /
 of gemiddelde vegetatiehoogte (in oktober). Omdat de vegetatiehoogte
 binnen habitats in de Lauwersmeer en sommige habitats in de Oostvaar-
 dersplassen relatief veel variatie vertoont, beperkte de analyse zich tot 3
 relatief homogene habitats het buitenkaadse deel van de Oostvaarders-
 plassen: droog grasland jaarrondbeweid, nat grasland jaarrondbeweid en
 nat grasland seizoensbeweid. De analyse werd uitgevoerd voor de 4 meest
 talrijk overwinterende roofvogels in de Oostvaardersplassen (Blauwe Kie-
 kendief, Buizerd, Ruigpootbuizerd en Torenvalk). Dichtheden van over-
 winterende roofvogels waren positief gecorreleerd met de veldmuisindex
 (Blauwe Kiekendief, $r^2 = 0.85$, $df = 13$, $p < 0.0001$; Buizerd, $r^2 = 0.68$, df
 $= 13$, $p < 0.0005$, Ruigpootbuizerd, $r^2 = 0.33$, $df = 13$, $p < 0.05$, Toren-
 valk, $r^2 = 0.65$, $df = 13$, $p < 0.0005$). Roofvogeldichtheden waren niet
 gerelateerd met de gemiddelde hoogte van de vegetatie. Figuur 4.4 laat
 de aanwezigheid van Blauwe Kiekendief in Torenvalk zien, als functie van

De Grauwe Kiekendief (♂, adult).
Deze in Nederland bedreigde soort
broedt met enkele paren, zowel in de
Lauwersmeer als in Flevoland. (copy-
right foto: Simon Bijlsma / Steven
Ruiter).



Figuur 4.4
De aanwezigheid van Blauwe kiekendief en Torenvalk per winter (juli - juni) in drie landschapstypen in het buitenaadse deel van de Oostvaardersplassen, als functie van veldmuisindex (droog grasland jaarrondbeweid, nat grasland jaarrondbeweid en nat grasland seizoensbeweid; periode 1989/90 - 93/94).

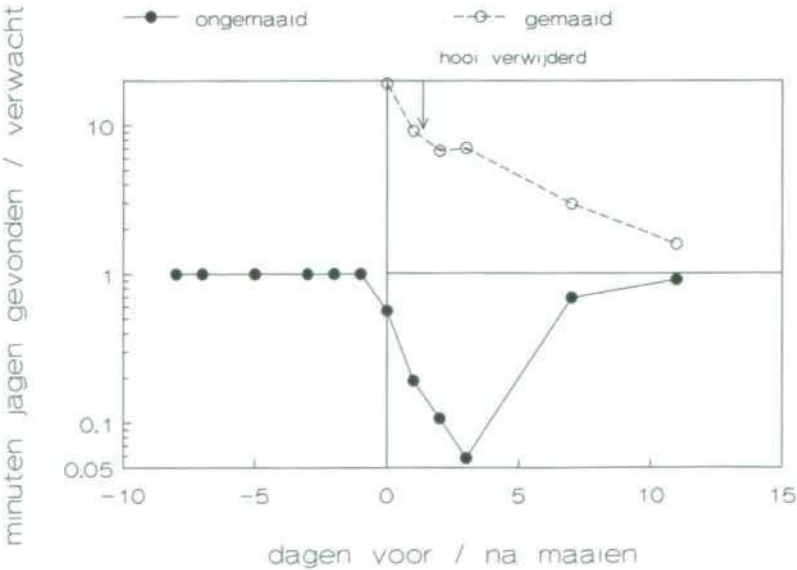


veldmuisindex. In hoofdstuk 6 wordt nader ingegaan op veranderingen in dichtheden van roofvogels per landschapstype.

In tegenstelling tot wat verwacht werd, kon tot nu toe geen effect van vegetatiestructuur op de dichtheid van roofvogels worden gevonden. Daarom werd het effect van vegetatiestructuur op de aanwezigheid van roofvogels nader bestudeerd door de vegetatie te maaien. Door maaien wordt de vegetatiestructuur experimenteel veranderd. Bij dit onderzoek werd een vergelijking gemaakt tussen een biddend jagende soort (de Torenvalk) en een vliegend jagende soort (de Grauwe kiekendief). In 1992 (24/25 juni) werd in de Marnewaard (Lauwersmeer) in het jaaggebied van een ♂ Torenvalk (60 ha) een oppervlakte ter grootte van 8.1 ha gemaaid (13.5%). Het gemaaide deel was representatief voor het jaaggebied als geheel. Tot 6 juli bleven verdere maaiactiviteiten uit. In de week voor maaien werd het jaaggedrag van het ♂ op 6 dagen gekwantificeerd. In de twee weken na maaien gebeurde dat op 6 dagen. Na de start van het maaien verlegde het ♂ Torenvalk zijn jaagactiviteiten naar het gemaaide deel, zij het voor een korte periode (figuur 4.5). Op dag 2 en 3 na maaien was sprake van een hoog significante voorkeur voor het gemaaide deel (Bin (14, 188, 0.865); $p < 0.00001$). Op dag 7 na maaien was de voorkeur minder geprononceerd, maar nog steeds hoog significant (Bin (107, 178, 0.865); $p < 0.00001$). Op dag 11 na maaien was de voorkeur niet meer significant (Bin (42, 53, 0.865); $p > 0.05$). Dat de Torenvalk niet langer dan een week de voorkeur gaf aan het pas gemaaide deel, kan waarschijnlijk verklaard worden door een afname van het aantal muizen na het maaien van de vegetatie (cf. van der Brugge 1995).

Op 22 en 28 juli 1991 werd in een deel van de Marnewaard (191 ha) het jaaggedrag van de Grauwe kiekendief gekwantificeerd; zowel op het ongemaaide deel (148 hectare), als op het pas gemaaide deel (minder dan een week geleden; 43 hectare). Grauwe kiekendieven jaagden bij voorkeur boven het ongemaaide deel (Bin (26, 215, 0.225131); $p < 0.0001$). De maaiproeven laten zien dat, naast de dichtheid van de muizen, de vegetatiestructuur wel degelijk van invloed is op de dichtheid van roofvogels. Torenvalk en Grauwe Kiekendief reageren hierbij verschillend. Terwijl de Torenvalk bij voorkeur jaagt boven het pas gemaaide deel, heeft de Grauwe kiekendief een voorkeur voor het ongemaaide deel. Een verschil

Figuur 4.5
Het effect van maaien van de vegetatie op de jaagplaatskeuze van een individueel mannetje Torenvalk (ongemaaid versus gemaaid; waarneemperiode 16 juni t/m 5 juli 1992).



.....
Een eerstejaars Torenvalk, in zijn voorkeursbiotoop: open terrein met vrij korte vegetatie, met zo hier en daar een boom die kan dienen als uitkijkpunt.



in jaagmethode is hiervan de waarschijnlijke oorzaak: de Torenvalk jaagt biddend, terwijl de Grauwe Kiekendief vliegend jaagt. Om het verschil tussen beide soorten beter te begrijpen, is het noodzakelijk om nader in te gaan op het jaagrendement van biddend en vliegend jagende soorten.

4.3 Jaagrendement, voedselaanbod en vegetatiestructuur

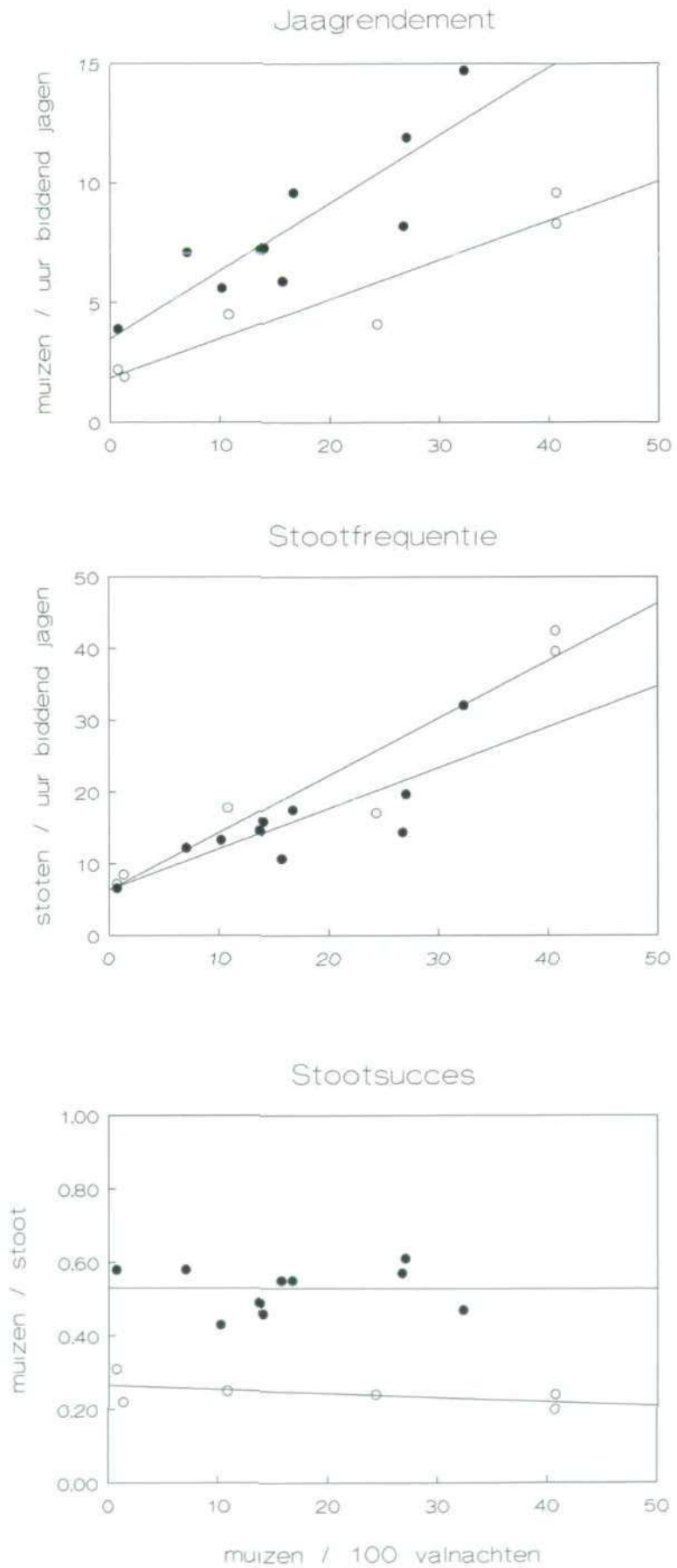
De meeste waarnemingen aan het jaaggedrag van roofvogels werden verzameld aan Torenvalken, omdat deze soort relatief eenvoudig is te volgen. Daarnaast werden waarnemingen gedaan aan het jaaggedrag van Ruigpootbuiszigers (evenals de Torenvalk een biddend jagende soort; cf. tabel 3.1). Verder werden waarnemingen verricht aan (vliegend jagende) Grauwe Kiekendieven.

Gedragprotocollen van Torenvalken werden verzameld in de zomer en de winter (figuur 4.6). Deze gegevens worden als onafhankelijke data behandeld. In de zomer was het gemiddelde jaagrendement 8.1 muizen per uur biddend jagen (s.d. 3.0; $n = 10$), tegen 4.8 (s.d. 3.0; $n = 7$) in de winter. Dit verschil is (net) niet significant (MWU-test; tweezijdig $p = 0.08$). Variatie in jaagrendement werd getest met behulp van multiple regressie, met veldmuisindex, periode van het jaar (zomer of winter) en vegetatiestructuur (gemiddeld % bedekking, gemiddelde hoogte) als onafhankelijke variabelen. Het jaagrendement was significant gecorreleerd met de

Figuur 4.6

Jaagrendement, stootfrequentie en stootsucces van biddend jagende Torenvalken als functie van veldmuis-index, in de jongenfase (juni - juli) en in de winter (eind oktober - begin maart).

● = zomer
○ = winter



veldmuisindex; daarnaast was er een significant effect van de periode van het jaar (jaagrendement = $0.21 \text{ veldmuisindex} - 4.10 \text{ periode van het jaar}$ ($1 = \text{zomer}, 2 = \text{winter}$) + 8.78 ; $r^2 = 0.82$, $df = 14$, $p < 0.0001$ en $p < 0.0005$ respectievelijk). In de zomer was het jaagrendement, als functie van veldmuisindex, hoger dan in de winter. Variatie in vegetatiestructuur (gemiddeld % bedekking, of gemiddelde hoogte) had geen significant effect op het jaagrendement.

Verschillen in stootfrequentie werden op dezelfde wijze getest als jaagrendement. De stootfrequentie was significant gecorreleerd met de veldmuisindex ($r^2 = 0.82$, $df = 15$, $p < 0.0001$). Periode van het jaar (zomer, winter) en vegetatiestructuur hadden geen significant effect.

Variatie in stootsucces werd getest met behulp van logistische regressie, met veldmuisindex, periode van het jaar en vegetatiestructuur als onafhankelijke variabelen. Het stootsucces was significant gecorreleerd met de periode van het jaar (verandering in deviantie 85.30 , $df = 15$, $p < 0.0001$); het stootsucces was in de zomer significant hoger dan in de winter (gemiddeld 0.51 ($n = 547$ stoten), tegen 0.21 ($n = 457$ stoten)). Het stootsucces was niet significant gecorreleerd met variatie in veldmuisindex of vegetatiestructuur. Samenvattend kan worden gezegd dat variatie in jaagrendement van Torenvalk kan worden verklaard door variatie in het aanbod van muizen; daarnaast is er een effect van de periode van het jaar. In de zomer is het jaagrendement bij dezelfde veldmuisindex hoger dan in de winter. Dit verschil wordt veroorzaakt door een hoger stootsucces. Ook Masman (1986) vond een verschil in stootsucces tussen zomer en winter. De meest voor de hand liggende verklaring voor het verschil in stootsucces is, dat de veldmuiskolonie een andere samenstelling heeft. In de zomer is sprake van een heterogene populatie, bestaande uit adulte (deels seksueel actieve), subadulte en juveniele muizen, tegenover een homogene populatie van subadulte muizen in de winter. Wellicht zijn juveniele en adulte (seksueel actieve) muizen beter vangbaar (cf. Beemster & van Rijn 1995).

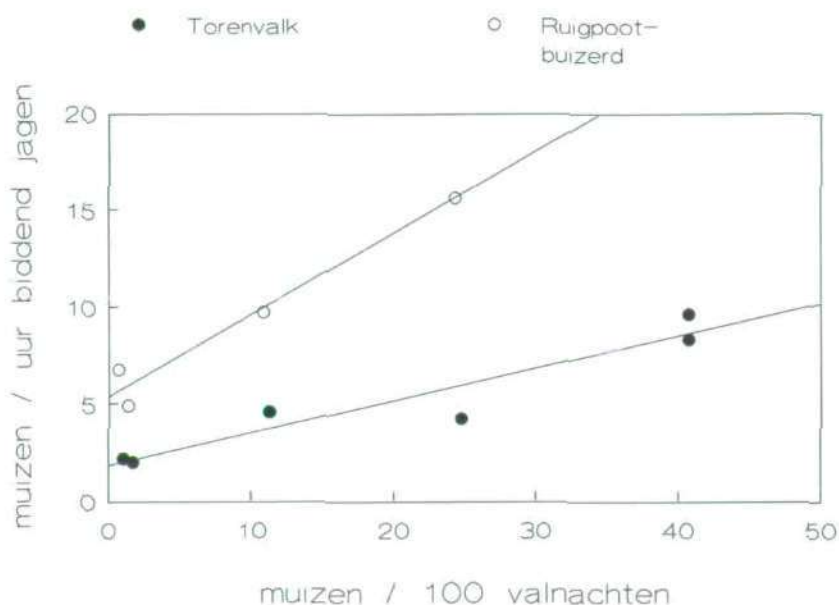
Het jaagsucces van de Ruigpootbuiser werd vier maal gekwantificeerd in de winter. In alle gevallen werden, op dezelfde dagen en in het zelfde habitat, tevens Torenvalken gevolgd (figuur 4.7). Variatie in jaagrendement van de Ruigpootbuiser werd getest in een multiple regressie, met veldmuisindex en vegetatiestructuur als onafhankelijke variabelen. Het jaagrendement was significant gecorreleerd met de veldmuisindex ($r^2 = 0.97$, $df = 2$, $p < 0.05$). Variatie in vegetatiestructuur had geen significant effect. Samenvattend kan worden gezegd dat variatie in het jaagrendement van de Ruigpootbuiser op dezelfde manier verklaard kan worden als bij de Torenvalk.

In habitats waarin beide biddend jagende soorten tegelijkertijd werden geobserveerd, was het jaagrendement van de (grote en zware) Ruigpootbuiser gemiddeld 2.9 maal zo hoog als dat van de (kleine en lichte) Torenvalk (figuur 4.7). Dit verschil kan worden verklaard door zowel een hogere stootfrequentie, als een hoger stootsucces (cf. Beemster & van Rijn 1995). Klaarblijkelijk zien Torenvalken, in vergelijking met Ruigpootbuisers, vaker af van het maken van een stoot. Wellicht hebben Torenvalken meer moeite met het maken van een stoot door de vegetatie, omdat ze minder zwaar zijn, een kortere tarsus hebben en kleinere poten. Misschien verklaart dit ook het verschil in stootsucces.

Naast biddend jagende soorten werd ook het jaagsucces van de vliegend jagende Grauwe kiekendief gekwantificeerd. Jagende Grauwe Kiekendieven werden later in de zomer (tweede helft van juli) gevolgd dan Toren-

Figuur 4.7

Het jaagrendement van biddend jagende Ruigpootbuiszders en Torenvalken, als functie van veldmuisindex in de winter (eind oktober - begin maart)



valken. Het jaagsucces van beide soorten werd vergeleken met dezelfde veldmuisindex (uit de derde week van juli). Omdat de veldmuisindex in deze periode van het jaar snel kan toenemen, is een eerlijke vergelijking tussen beide soorten niet mogelijk.

Waarnemingen in de tweede helft van juni wijzen er op dat het jaagrendement van Torenvalken veel hoger is dan dat van Grauwe Kiekendieven. Het jaagrendement van twee ♂ ♂ Grauwe Kiekendief, deels jagend op vogels (18% van de prooien, $n = 11$), was veel lager dan dat van een ♂ Torenvalk in hetzelfde habitat (2.1 tegen 14.7 muizen/ uur jagen).

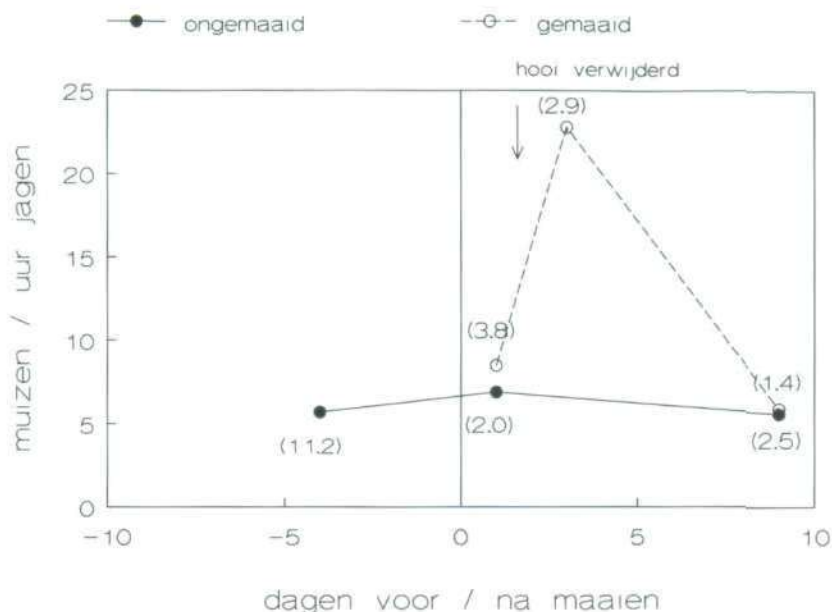
Ondanks het feit dat we dit niet hebben gevonden, is het waarschijnlijk dat ook voor de Grauwe Kiekendief, en andere vliegend jagende soorten, een positief verband bestaat tussen jaagrendement en het aanbod van muizen.

Om het effect van vegetatiestructuur op het jaagsucces van biddend en vliegend jagende soorten experimenteel te bestuderen, werd het jaaggedrag van Torenvalk en Grauwe kiekendief gekwantificeerd in een situatie, waarbij de structuur van de vegetatie werd veranderd door de vegetatie te maaien. Het jaagsucces van Torenvalk en Grauwe kiekendief werd vergeleken in ongemaaid en recent gemaaid terrein (minder dan één week geleden).

Onder invloed van maaien nam het jaagrendement van een ♂ Torenvalk sterk toe (figuur 4.8). Op dag 2 en 3 na maaien was het jaagrendement 23 muizen per uur jagen, ongeveer 4 maal zo hoog als op het ongemaaide veld. Het jaagrendement was hoger dan ooit eerder was gevonden in ongemanipuleerde habitats (cf. figuur 4.7). Op een pas gemaaid kavel in de Oostvaardersplassen werd zelfs een jaagrendement van 31 muizen per uur jagen gevonden. Op dag 7 en 11 na maaien was het jaagrendement sterk afgenomen, en ongeveer gelijk aan dat op het ongemaaid veld (figuur 4.8). De toename van het jaagrendement duurde dus ongeveer een week, even lang als dat het ♂ een voorkeur had om boven het gemaaid veld te jagen (figuur 4.5). De toename van het jaagrendement in de eerste dagen na maaien was het gevolg van een toename van de stootfrequentie; het stootsucces bleef onveranderd (cf. Beemster & van Rijn 1995).

Figuur 4.8

Het effect van maaien op het jaagrendement van een individueel mannetje Torenvalk; Lauwersmeer 16 juni t/m 5 juli 1992. Bij elk punt is tussen haakjes het aantal uren jagen weergegeven, waarop het betrekking heeft.



In tegenstelling tot de Torenvalk, vertoonde de Grauwe Kiekendief onder invloed van maaien geen toename van het jaagrendement. In 26 minuten jagen werd slechts één stoot gemaakt (stootfrequentie globaal 2 stoten per uur jagen), tegen 10.5 stoten per uur jagen op het ongemaaid veld. Dit wijst duidelijk op een afname van de stootfrequentie. Onze gegevens laten zien dat vliegend jagende soorten (zoals kiekendieven), in tegenstelling tot biddend jagende soorten, meer gestructureerde vegetaties preferen. Waarschijnlijk hebben vliegend jagende soorten een zekere dekking van de vegetatie nodig om prooidieren ongemerkt te benaderen en te verrassen. Ontbreekt deze dekking, zoals op pas gemaaid land, dan wordt de jagende kiekendief waarschijnlijk vroegtijdig opgemerkt en zijn prooidieren minder makkelijk vangbaar. Ook Schipper et al. (1975) wijzen op het belang van dekking voor jagende kiekendieven.

4.4 Kolonisatie van voedselconcurrent en predator: de Vos

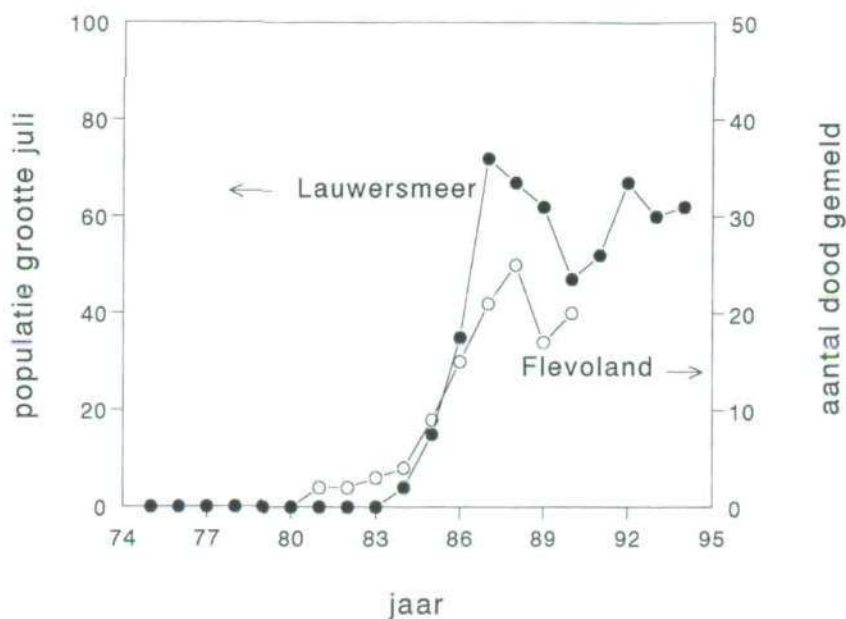
De vos is zowel een potentiële voedselconcurrent als predator van de roofvogels. De snelheid waarmee deze soort de polders na de drooglegging koloniseerde was echter veel trager dan voor de roofvogels het geval was. De Lauwersmeer werd door de vos gekoloniseerd in 1984; in 1985 werden de eerste twee burchten gelokaliseerd. In de periode daarna nam het aantal vossen zeer snel toe. In 1987 werd het aantal geschat op ± 70 exemplaren (Fig.4.9). Vanaf de daaropvolgende winter werd jaarlijks een aantal vossen in de Lauwersmeer afgeschoten. De omvang van de populatie volwassen vossen bleef sindsdien min of meer constant. Vanaf 1993 werd de soort op de centrale platen niet meer bejaagd. Na de kolonisatie van de Vos verdwenen binnen enkele jaren de kolonies van groundbroedende soorten als meeuwen, terwijl ook broedende Wilde Eenden op de platen en de weidevogels drastisch in aantal achteruitgingen (Beemster et al. 1989).

Al deze soorten werden voorheen regelmatig als prooi op de nesten van de kiekendieven aangetroffen en het is waarschijnlijk dat het totale prooi-aanbod voor de wetland roofvogels sinds de kolonisatie van de vos in de polders aanzienlijk is gereduceerd.

Figuur 4.9

Het populatieverloop van de Vos in de Lauwersmeerpolder in de loop der jaren.

N.B. Vanaf de winter 87/88 werd jaarlijks een aantal vossen afgeschoten. Tevens staat vermeld het aantal in de vaarten verdrinken, en het aantal verkeersslachtoffers van de vos in Zuidelijk Flevoland in de loop der jaren.



De fractie mislukte nesten van de Bruine Kiekendief nam hier aan het eind van de jaren tachtig sterk toe, en de overgrote meerderheid van deze nesten bleek gepredeerd, zowel in het eistadium als gedurende de jongentijd. In de jaren negentig werd, in de slechte veldmuisjaren 1991 en 1994 ongeveer 50% van de nesten gepredeerd (Hst 5.3). In de veldmuispiekjaren 1990 en 1993 was de predatiedruk aanzienlijk minder. De vos is een opportunist met een breed prooispectrum, waaronder ook de Veldmuis. In de slechte veldmuisjaren is de soort echter in grotere mate afhankelijk van andere prooi-soorten, waaronder de kiekendieven. In de Lauwersmeer zijn, in tegenstelling tot de Oostvaardersplassen, geen grote oppervlakten geïnundeerd riet aanwezig, en bijna alle nesten zijn gesitueerd in landriet op de Sennerplaat, de Blikplaat en de Zoutkamperplaat. Dit blijkt echter een suboptimaal broedbiotoop in de aanwezigheid van grondpredatoren. De kolonisatie van Zuidelijk Flevoland door vossen vond plaats in de jaren tachtig. In 1981 werden in deze polder voor het eerst regelmatig vossen gezien (jaarverslagen jachttoezicht). Zowel het aantal waarnemingen van deze soort, alsmede het aantal in de vaarten verdrinken individuen, het aantal verkeersslachtoffers en het aantal vossen dat door jachttoezicht werd geschoten, bereikte een piek in de tweede helft van de jaren tachtig (Fig. 4.9, en Zijlstra en Dijkstra 1995). Dit resultaat illustreert de snelle toename van grondpredatoren in de polder in de loop van de jaren tachtig, hoewel er niet gebruik werd gemaakt van een gestandaardiseerde telmethode, en er ongetwijfeld sprake is geweest van een variabele verkeersintensiteit en jachtdruk. Ook verwilderde katten zijn potentiële predatoren die in de jaren tachtig in aantal toenamen, hoewel ze in grote aantallen werden afgeschoten (maximaal 250 exx. in 1985, jaarverslagen jachttoezicht). In verband hiermee is het opvallend dat de nesten van de Bruine Kiekendief in Flevoland in steeds minder mate, en in de Oostvaardersplassen sinds 1990 in het geheel niet meer, zijn gelokaliseerd in landriet of op andere plaatsen die voor grondpredatoren gemakkelijk bereikbaar zijn (M. Zijlstra p.m., van Rijn et al. 1994). Dit wijst op een adaptatie van de kiekendieven aan de toegenomen dichtheid van vossen.

5 Reproductie en mortaliteit; Case studie aan de Bruine Kiekendief

De Bruine Kiekendief is een voor wetland habitats kenmerkende roofvogelsoort die ook in de polders frequent voorkomt. Eén van de doelstellingen van het roofvogelproject was het vaststellen van de nataliteit-mortaliteit verhouding van deze soort en de factoren die hierop van invloed zijn (Beemster & Dijkstra 1991). Met het hierdoor verkregen inzicht in de populatiedynamica van de Bruine Kiekendief zouden in de toekomst effectieve beheersmaatregelen kunnen worden getroffen, gericht op het handhaven van gezonde populaties kiekendieven en mogelijk andere roofvogelsoorten.

In dit hoofdstuk worden allereerst de variaties in het aantal broedparen in de polders behandeld. Tevens wordt de jaarlijkse produktie van eieren en jongen in Flevoland en de Lauwersmeerpolder besproken, en wordt ingegaan op veranderingen in de oppervlakte geschikt biotoop, het prooiaanbod en de predatoren van de kiekendieven in relatie tot het broedsucces. Hoewel de Bruine Kiekendief geen uitgesproken "muizenspecialist" kan worden genoemd (Wittkowski 1989), is de Veldmuis in sommige situaties een veel gevangen prooi (Glutz von Blotzheim et al 1971). Aangezien de Veldmuis in de jonge polders in relatief hoge dichtheden voorkomt (Cavé 1968, Dijkstra 1994), en bovendien een drie-jarige cyclus in aantallen vertoont (Beemster & Dijkstra 1991) zal worden geanalyseerd in hoeverre de variaties in het aanbod van deze soort effect hadden op het broedsucces van de Bruine Kiekendief.

Vervolgens worden migratie en jaarlijkse mortaliteit van de volwassen Bruine Kiekendieven in de loop van de twintigste eeuw geanalyseerd. Met behulp van de via het Vogeltrekstation ontvangen terugmeldingen van als nestjong geringde kiekendieven kon worden achterhaald op welke plaats en op welke leeftijd de vogels waren doodgegaan. In een aantal gevallen was ook de doodsoorzaak bekend. Variaties in migratiepatronen afhankelijk van leeftijd en geslacht worden beschreven. Ook wordt aandacht besteed aan veranderingen in de ruimtelijke verdeling van de terugmeldingen in de loop van deze eeuw. De leeftijdsopbouw van de populatie werd gereconstrueerd aan de hand van de doodmeldingen van kiekendieven van verschillende leeftijden. Hiermee werden tevens de overlevingskansen afhankelijk van de leeftijd van de vogels berekend. Tevens werd onderzocht in hoeverre de grote veranderingen in de omvang van de Nederlandse broedpopulatie in de loop van deze eeuw kunnen worden verklaard door variaties in mortaliteit van de volgroeide kiekendieven. Ook wordt nagegaan in hoeverre de Flevopolders en de Lauwersmeerpolder van belang zijn voor de overlevingskansen van de kiekendieven, door middel van een vergelijking van de levensverwachting van de in de polders geboren individuen met diegenen, geringd elders in Nederland.

Tenslotte zal aandacht worden besteed aan de populatiedynamiek van de Bruine Kiekendief. De omvang van populaties wordt bepaald door enerzijds de reproductie capaciteit, oftewel de produktie van jongen, en anderzijds de mortaliteit. Ook kunnen immigratie en/of emigratie een rol spelen. Op plaatsen waar de jaarlijkse produktie van rekruten gedurende langere tijd de jaarlijkse mortaliteit overtreft zal de (sub)populatie groeien

.....
Een vrouwtje van de Bruine Kiekendief tussen het Riet. De grootste van de drie kiekendieven heeft een breed prooispectrum, maar ook deze soort heeft een hoger broedsucces in de polders als de veldmuizen dichtheid hoog is. (copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter).



tot een zeker maximum is bereikt. In dit stadium zal het jaarlijkse overschot aan individuen moeten emigreren. Dergelijke populaties worden bronpopulaties (source) genoemd. Door het voortdurende netto overschot van de bronpopulaties worden, via emigratie, ook de suboptimale gebieden voortdurend bevolkt. Deze "sinks" worden juist gekenmerkt door een relatief lage reproductie, niet voldoende om de (hoge) mortaliteit te compenseren. Door een voortdurende influx van immigranten uit de brongebieden zouden deze populaties zich echter kunnen handhaven. Toen in de zeventiger jaren de nederlandse populatie van de Bruine Kiekendief ook buiten de polders weer begon te groeien na het dieptepunt eind jaren zestig, werd verondersteld dat dit een gevolg zou kunnen zijn van het "Flevoland-effect" oftewel emigratie van aldaar geboren individuen naar elders (Texeira 1979, Sovon 1987). Deze source-sink gedachte kon toen echter niet kwantitatief worden onderbouwd. Met behulp van de berekende jaarlijkse reproductie in de polders en de jaarlijkse mortaliteit van de volgroeide kiekendieven kon nu wel een schatting worden gemaakt van de flux aan potentiële broedparen die in de loop der jaren is opgetreden.

5.1 Ontwikkeling van de broedpopulaties van de Bruine Kiekendief in de polders

In de eerste jaren na het droogvallen van de diverse polders ontstond een

nieuw wetland biotoop dat door veel vogel- en zoogdiersoorten werd gekoloniseerd. In sommige gevallen werden de polders ingezaaid met riet, waardoor reeds na twee jaar een gesloten rietvegetatie was ontstaan. Het verloop van de kolonisatie van de polders door de Bruine Kiekendief, een wetland roofvogelsoort bij uitstek, wordt in dit hoofdstuk beschreven.

De Noordoostpolder

In 1941 werd begonnen met het droogpompen van de Noordoostpolder en in september 1942 werd de polder officieel droog verklaard. Vooral in het westelijk, relatief laag gelegen deel van de polder, ontstonden spontaan uitgestrekte rietvelden. Gedurende de oorlogsjaren werd de ontwikkeling van de flora en fauna echter niet kwantitatief vastgelegd. In de tweede helft van de jaren veertig werd de ontwikkeling van de roofvogel bevolking wel beschreven (Bakker 1954). Reeds in 1947 en 1948 werden er 130 respectievelijk 150 broedparen vastgesteld, vooral geconcentreerd in de rietvelden in de omgeving van Urk (Fig. 5.1). Vooral als gevolg van het in snel tempo in cultuur brengen van de drooggevalle gronden nam de oppervlakte potentieel broedareaal voor de Bruine Kiekendief aan het eind van de jaren veertig echter snel af, en in 1952 werden nog slechts 22 broedparen geteld. In de jaren daarna nam het aantal verder af, en nadat de reguliere landbouwbedrijven zich hadden gevestigd was de soort als broedvogel nagenoeg uit de polder verdwenen. Behalve de ontginningen was echter ook vervolging door de mens een faktor van belang: Zo werden er in 1951 door jachtopzieners tenminste 400 kiekendieven gedood door het uitleggen van vergiftigd aas, en door afschot. In de jaren van de ontginning van de rietvelden, eind jaren veertig, werden ook de eerste broedparen van de Bruine Kiekendief gemeld in landbouwgewassen, zoals koolzaad en granen (Bakker 1954).

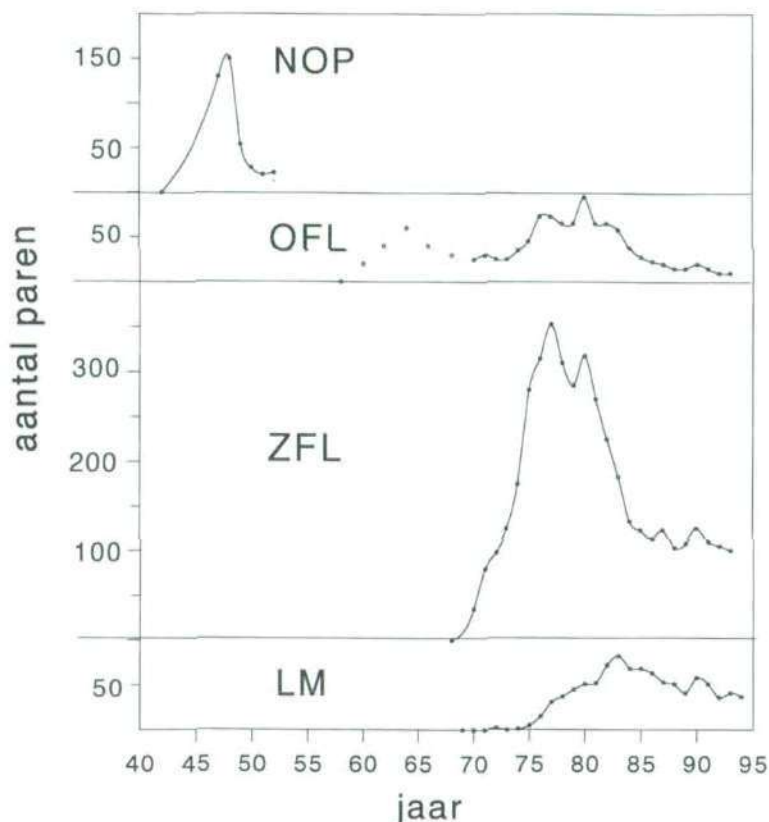
Oostelijk Flevoland

Deze polder viel droog in juni 1957. Om de rijping van de bodem te versnellen werden er grote oppervlaktes ingezaaid met riet, en de eerste broedparen van de Bruine Kiekendief werden reeds in 1959 vastgesteld. In 1960 werd melding gedaan van minimaal 5 broedparen (Cavé 1961). Deze nesten werden echter bij toeval aangetroffen bij ontginningswerkzaamheden. Gedurende de zestiger jaren werd de soort in deze polder niet nauwkeurig geteld. In de literatuur wordt echter ook geen melding gemaakt van opvallende concentraties Bruine Kiekendieven in Oostelijk Flevoland (van Elburg 1969), zoals in het verleden wel het geval was in de Noordoostpolder (Bakker 1954). Hierbij moet overigens worden aangetekend dat veel roofvogelpopulaties, inclusief de Bruine Kiekendief, in deze periode waren gedecimeerd, vooral als gevolg van het gebruik van persistente pesticiden, zoals DDT (Bijleveld 1974). Gebaseerd op het aantal nesten dat bij ontginningen werd aangetroffen, en rekening houdend met de totale rietoppervlakte is het waarschijnlijk dat er midden jaren zestig ongeveer 60 paren in Oostelijk Flevoland hebben gebroed (Fig. 5.1). In 1971 was ook in deze polder de ontginning nagenoeg voltooid en in dat jaar werd het aantal broedparen geschat op ± 30 (Schipper 1973).

Op dat moment was echter ook de aangrenzende polder Zuidelijk Flevoland reeds drooggelegd, en de broedparen in de buurt van de Knardijk konden dus ook gebruik maken van deze nieuwe polder als potentieel

Figuur 5.1

Het aantal broedparen van de Bruine Kiekendief in de Noordoostpolder (drooggelegd in 1941), Oostelijk Flevoland (1957), Zuidelijk Flevoland (1968) en de Lauwersmeerpolder (1969), in de loop der jaren.



jaaggebied. Waarschijnlijk mede als gevolg hiervan nam de broedpopulatie in Oostelijk Flevoland toe tot ongeveer 100 paren in 1980, en nam vervolgens af tot ± 20 paar in 1990 (Fig. 5.1).

Zuidelijk Flevoland

Na het droogvallen, in 1968, werd ook deze polder ingezaaid met riet om de rijping van de bodem te versnellen. Deze rietvelden werden zeer snel gekoloniseerd door de Bruine Kiekendief, waarschijnlijk mede door de aangrenzende broedpopulatie in Oostelijk Flevoland. De broedpopulatie nam zeer snel toe tot in 1977 een maximum van ± 350 paren werd bereikt (Fig. 5.1). Hoewel de ontginning van de rietvelden toen reeds in volle gang was vond er pas vanaf 1981 een sterke afname van het aantal broedparen plaats. Vanaf 1985 (125 paar) trad er een zeer geleidelijke achteruitgang op, resulteren in ongeveer 100 paren in 1993, grotendeels geconcentreerd in de Oostvaardersplassen en de Lepelaarplassen.

Lauwersmeerpolder

Deze polder werd in 1969 drooggelegd en hier werd geen riet ingezaaid zoals in de Flevopolders. Bovendien was de zilte Ausgangssituatie hier verschillend van de bovengenoemde IJsselmeerpolders (Joenje 1978). In 1972 werden de eerste twee broedparen vastgesteld en vanaf 1975 vond een snelle toename plaats. In de eerste jaren waren de nesten vooral geconcentreerd op de hoger gelegen voormalige landaanwinning, bijvoorbeeld langs de Zoutkamperril, waar zich een ruigtevegetatie had ontwikkeld,

gedomineerd door Wilgeroosjes, Distels, Riet en Duinriet (Altenburg et al 1987). In een later stadium vond er een sterke uitbreiding plaats van Riet op de voormalige platen, zoals de Sennerplaat en de Blikplaat en ook hier vestigde zich de Bruine Kiekendief. Het maximum aantal van 82 broedparen werd bereikt in 1983 (Fig 5.1). Tien jaar later is de populatie in de Lauwersmeerpolder meer dan gehalveerd. Dit was deels een gevolg van het verdwijnen van broedbiotoop, zoals in de Marnewaard, toen dit gebied werd ingericht als militair oefenterrein (1983-1985). Daarnaast speelt ook de toenemende nestpredatie door grondpredatoren zoals de vos een rol (zie Hst. 4.4 en 5.3). In deze polder hebben echter alleen langs de randen grootschalige ontginningen plaatsgevonden, zoals in de IJsselmeerpolders.

Ontwikkeling van het totale aantal broedparen in Nederland

Over het aantal broedparen van de Bruine Kiekendief in Nederland in de eerste helft van de twintigste eeuw is slechts weinig bekend. Landelijke schattingen van voor 1940 zijn niet gepubliceerd. Alleen van enkele deelgebieden is over een reeks van jaren een globale schatting gemaakt (Vogt 1994). Op basis van deze summier informatie is het aannemelijk dat er voor 1940 enige honderden broedparen in Nederland waren. De eerste landelijke schatting, in 1940, bedroeg ± 200 paar (Bakker 1954). Vooral door de nieuwe vestigingen in de Noordoostpolder vond een toename plaats in de veertiger jaren tot ± 400 paar in 1950. In de tweede helft van de jaren vijftig trad een afname op tot een minimum aantal van ± 100 broedparen aan het eind van de jaren zestig (Texeira 1979). In de volgende tien jaar groeide de populatie zeer snel, vooral als gevolg van de nieuwe vestigingen in Flevoland, maar ook, zij het in mindere mate, door een toename in de traditionele broedgebieden (Dijkstra en Zijlstra 1994). In 1980 werden ongeveer 1000 paren geschat (Sovon 1986). Begin jaren tachtig volgde een lichte afname, vooral door de achteruitgang in Flevoland, terwijl er in de tweede helft van de jaren tachtig tot heden opnieuw een toename plaats vond, vooral door uitbreiding op de Waddeneilanden en een verdere groei in het Deltagebied. In 1993 werd de totale populatie geschat op ± 1300 -1400 paar (Bijlsma 1993).

5.2 Kwantiteit en kwaliteit van broed- en jaagbiotoop

Door inzaaien van Riet had zich in 1970, twee jaar na de drooglegging van Zuidelijk Flevoland reeds een gesloten rietvegetatie ontwikkeld (Hst.2). Tien jaar later, in 1980 was reeds 80% hiervan in cultuur gebracht, terwijl er in 1990 alleen in de natuurgebieden de Oostvaardersplassen en de Lepelaarplassen nog grote oppervlaktes overjarig riet voorkwamen (Hst 2, Fig.2.1). De vegetatiesuccessie in het natuurlijke biotoop en de ontginningen en bosaanplant in de andere terreinen gingen gepaard met veranderingen in het aanbod van potentiële prooi-soorten. Hoewel integrale tellingen van de prooi-soorten niet beschikbaar waren, is het waarschijnlijk dat vooral het aanbod van fazanten in de jaren zeventig zeer hoog was, terwijl bijvoorbeeld de muskusrat in een later stadium hoge dichtheden bereikte (Zijlstra & Dijkstra 1995). Een belangrijke prooi-soort van wetland-roofvogels is de Veldmuis (zie Hst. 4), en van deze soort is bekend dat zeer snel nieuwe gebieden kunnen worden gekoloniseerd. Dit werd onder meer vastgesteld in Oostelijk Flevoland (Cavé 1968) en in de Lauwersmeerpolder (Beemster en Dijkstra 1991). In deze pionierfase, die

.....
Luchtfoto van de Lauwersmeer met op de voorgrond Kollumeroord en op de achtergrond de belangrijke broedgebieden voor de Bruine Kiekendief, namelijk de Sennerplaat en de Blikplaat. (copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter).

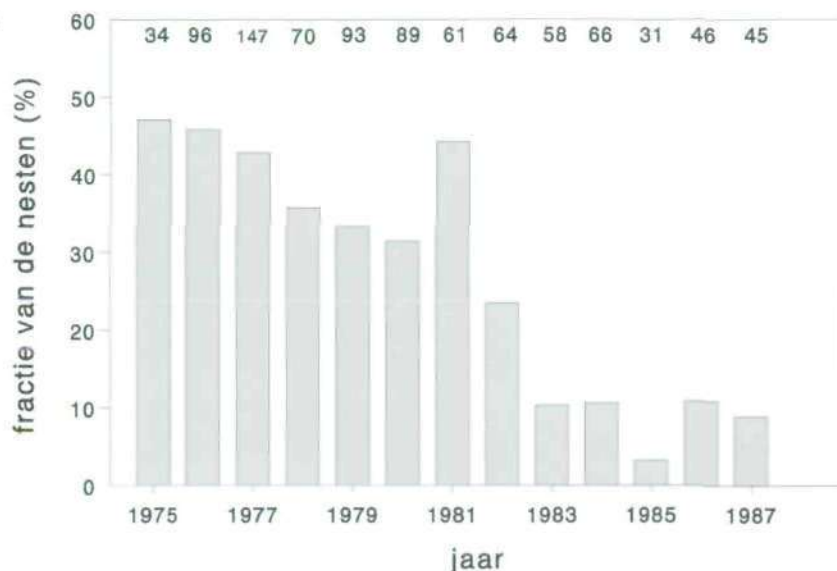


enkele jaren kan duren, kunnen bovendien zeer hoge dichtheden door deze soort worden bereikt, zoals werd vastgesteld in het Volkerak-Zoommeer (Dijkstra 1994). Het "terugzetten" van de successie, bijvoorbeeld door het uitvoeren van ontginningswerkzaamheden, jonge bosaanplant of beheersmaatregelen veroorzaakt een vergelijkbaar pionierstadium, en ook in deze situaties ontstaan in de daaropvolgende jaren vaak hoge dichtheden veldmuizen (Hst 6). Dit pioniereffect optredend bij veldmuizen, is typerend voor dit jonge successiestadium, gekenmerkt door een hoge productie van zowel flora als fauna, waarschijnlijk als gevolg van het tijdelijk onbeperkt beschikbaar zijn van voedingstoffen.

Door het in cultuur brengen van Zuidelijk Flevoland, in de loop van de afgelopen 25 jaar, hebben dit soort situaties zich bij voortduring op steeds wisselende plaatsen voorgedaan. De ontginningen hadden dus een permanent negatief effect op het oppervlak aan broedbiotoop, maar hadden waarschijnlijk een (tijdelijk) positieve invloed op het lokale voedselaanbod, vooral in die situaties waar voor de ontginning een sterke verruiging was opgetreden, waardoor de vangbare fractie van de aanwezige prooien werd gereduceerd (Hst. 4). Een andere bron van variatie in het voedselaanbod was de populatiecyclus van de Veldmuis. In de Lauwersmeerpolder werd door middel van een standaard muizenvangprogramma aange-

Figuur 5.2

De fraktie nesten van de Bruine Kiekendief in Zuidelijk Flevoland, waar verse prooien werden aangetroffen, in de loop der jaren.



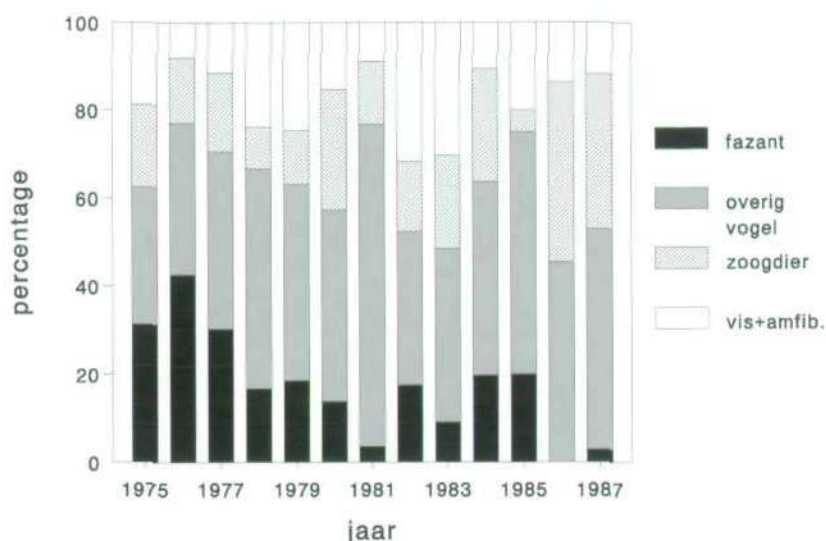
toond dat de veldmuizen een 3-4 jarige cyclus in aantallen vertoonden (Hst. 4), een fenomeen dat in veel extremere mate optreedt op hogere breedtegraad (Hansson & Henttonen 1988).

De hoeveelheid prooi die door de ouders op de nesten wordt aangebracht reflecteert de variatie in vangbaar voedselaanbod, en een afgeleide hiervan is de hoeveelheid verse (nog niet gegeten) prooien die op de nesten wordt aangetroffen (Fig. 5.2). In Flevoland werden er in de periode 1977-1981 op veel van de nesten (25-50%) verse prooien gevonden (Fig 5.2). In de loop van de jaren tachtig trad dit echter veel minder vaak op (0-12%). Het is dan ook waarschijnlijk dat de voedselomstandigheden in Flevoland het gunstigst waren van 1977 tot 1981. Deze jaren werden gekenmerkt door een grote variatie in "landschapstypen": Ongeveer 60% van het landelijk gebied werd toen ingenomen door de tijdelijke ontginningslandbouw, terwijl er ook nog een aanzienlijk oppervlak rietbiotop ($\pm 25\%$) aanwezig was. Bovendien was er in deze periode sprake van een grote oppervlakte jonge bosaanplant (Hst.2). De jaren tachtig daarentegen werden gekenmerkt door een snel toenemende fractie reguliere landbouw ten koste van de ontginningslandbouw, hoogopgaand en dicht bos dat inmiddels ongeschikt was als jaagbiotop voor kiekendieven, en een verdere reductie van de oppervlakte rietbiotop. Deze habitatveranderingen resulteerden waarschijnlijk in een verminderd voedselaanbod voor kiekendieven, resulterend in het minder frekwent aantreffen van verse prooi en op de nesten (Fig 5.2).

De prooi-soorten die op de nesten in Flevoland werden gevonden bestonden in meerderheid uit vogels. Ongeveer 25% waren zoogdieren terwijl vissen en een enkele kikker $\pm 15\%$ in beslag namen. Deze verhoudingen tussen de soortgroepen wisselde aanzienlijk van jaar tot jaar, en de fractie vogels nam iets af in de loop der jaren (Fig 5). Dit werd vooral veroorzaakt door een duidelijke vermindering van de fractie jonge fazanten op de nesten (Figuur 5.3). Bovendien werden er door jachttoezicht in recente jaren minder fazanten geschoten en het ligt dan ook voor de hand dat deze soort in aantal is afgenomen (Zijlstra & Dijkstra 1995). Jonge konijnen (8%) en veldmuizen (5%) waren de meest voorkomende zoogdieren onder de aangetroffen prooien. De Veldmuis werd vooral op de nesten gevonden in de jaren 1977, 1980, 1984 en 1987 (Zijlstra &

Figuur 5.3

Prooisamenstelling van de verse prooi-
en die in de loop der jaren op de nes-
ten van de Bruine Kiekendief in
Flevoland werden aangetroffen.



Dijkstra 1995). Deze jaren waren zogenaamde piekjaren voor de Veldmuis in Flevoland. In zes van de veertien jaar werd echter geen enkele verse veldmuis op de nesten aangetroffen. Dit kan echter mede een gevolg zijn van het feit dat veldmuizen relatief kleine prooien zijn voor de Bruine Kiekendief, en mogelijk sneller door de jongen gegeten kunnen worden. De hoogste percentages vis werden gevonden in 1979 (24%), 1983 (28%) en in 1985 (20%), (Zijlstra & Dijkstra 1995). Waarschijnlijk werd de vis niet levend gevangen door de kiekendieven, maar als aas aangetroffen. In situaties met een laag voedselaanbod wordt ook aas aan de jongen gevoerd (Wittkofski 1989). Het is opvallend dat in genoemde jaren geen enkele Veldmuis op de nesten werd aangetroffen.

Bij de interpretatie van deze gegevens moet er echter rekening mee worden gehouden dat de concentraties van de nesten in de loop der jaren op steeds andere plaatsen optraden, vooral als gevolg van de ingrepen in het landschap. De lokatie van de nesten heeft ongetwijfeld gevolgen gehad voor de ruimtelijke verdeling van de jaaggebieden, met een mogelijk verschillend aanbod van de prooicategorieën.

5.3 Reproductie

In het voorgaande is reeds besproken dat de hoeveelheid voedsel voor de kiekendieven in de polders in de loop van de vijftientig jaar na inpoldering waarschijnlijk een maximum heeft bereikt in de loop van de eerste tien jaar na droogvallen. In de periode daarna nam het prooiaanbod af, deels als gevolg van een afname van het areaal onontgonnen gronden en tijdelijke "ontginningslandbouw" (Hst. 2). Ook in de resterende "natuurterreinen" is het voedselaanbod voor de Bruine Kiekendief de laatste 10-15 jaar waarschijnlijk afgenomen. Deels als gevolg van veroudering van het biotoop: "Veldmuisplagen" traden niet meer op (Hst. 4 en 6) en ook als gevolg van de kolonisatie van de polders door voedselconcurrenten als de Vos (Hst. 4), waardoor kolonies van grondbroedende soorten als meeuwen in de Lauwersmeer binnen enkele jaren verdwenen en ook broedende eenden, fazanten en weidevogels drastisch in aantal achteruitgingen (Beemster et al. 1989). In de volgende paragraaf zal worden geanalyseerd in hoeverre deze lange termijn veranderingen in broed- en jaagbiotoop en de daarmee gepaard gaande veranderingen in voedselaanbod, de reproductie van de Bruine kiekendief hebben beïnvloed.

Het nest van de Bruine Kiekendief in overjarig Riet. (copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter).



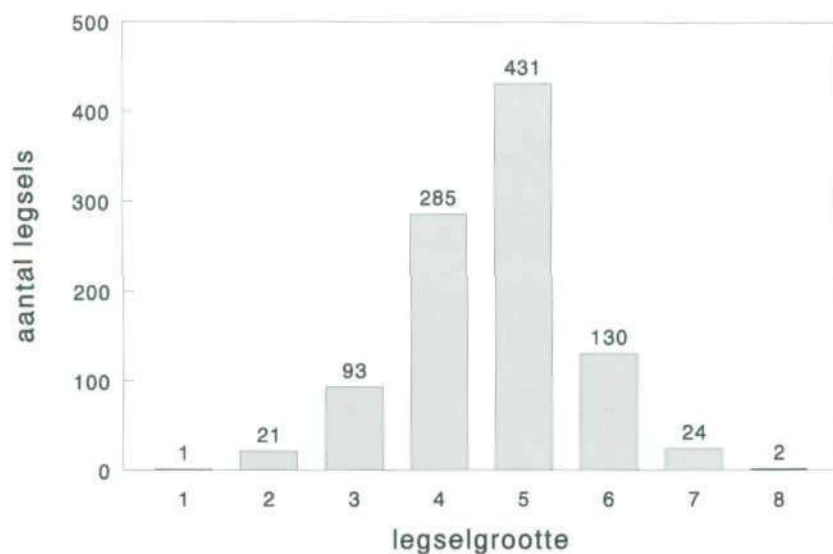
5.3.1 Legselgrootte

In de Lauwersmeerpolder en Flevoland werd in de periode 1975 tm 1994 van 987 nesten de legselgrootte vastgesteld. De gemiddelde legselgrootte bedroeg 4.59 ($n = 397$) in de Lauwersmeer en 4.68 ($n = 590$) in Flevoland (Zuid + Oost). Het verschil in legselgrootte tussen beide gebieden bleek statistisch niet significant (MWU test, N.S.) In Figuur 5.4A wordt een overzicht gegeven van de frequentieverdeling van de verschillende legselgroottes. Een legsel van vijf eieren kwam het vaakst voor, gevolgd door 4-legsels en 6-legsels. Eén keer werd een legsel van één ei gevonden, en twee keer een legsel van acht.

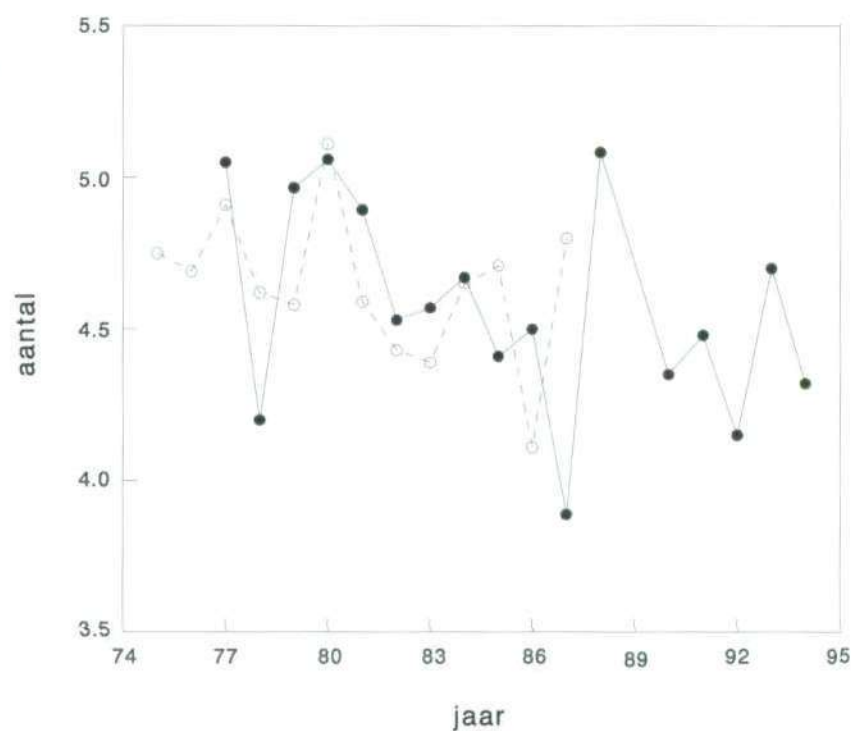
Verandering in legselgrootte in de loop der jaren

In Figuur 5.4B wordt een overzicht gegeven van de gemiddelde legselgrootte per jaar en per gebied. De jaargemiddelden varieerden tussen 3.9 en 5.1 ei per nest. In beide polders bleek er sprake te zijn van een kleine, maar statistisch significante afname in de gemiddelde legselgrootte in de loop der jaren (LM: lin.regr. $y = -0.023x + 6.59$ $n = 397$ $p < 0.01$), FL: $y = -0.032x + 7.22$ $n = 590$ $p < 0.02$). Beide gebieden samen leverden eenzelfde resultaat: lin.regr. $y = -0.024x + 6.63$ $n = 987$ $p < 0.001$), en er was geen sprake van verschillen tussen de polders: Toevoeging van "gebied" aan het model leverde geen significante vermindering van de

Figuur 5.4A
Frequentieverdeling van legselgroottes van de Bruine Kiekendief in Flevoland en de Lauwersmeerpolder, in de periode 1975-1994.



Figuur 5.4B
Gemiddelde legselgrootte per jaar in de Lauwersmeerpolder (●, n = 397 legfels) en Flevoland (○, n = 590 legfels).



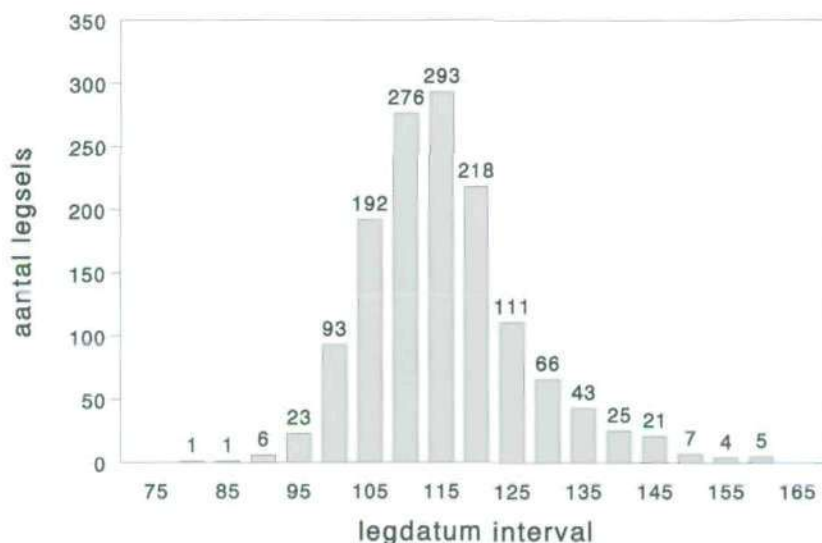
variantie en ook de interactie tussen "gebied" en "jaar" had geen significant effect.

5.3.2 Legdatum

In totaal kon van 1385 nesten in Flevoland en de Lauwersmeer de legdatum van het eerste ei van het legsel worden berekend. In sommige gevallen werden de nesten tijdens de leg gevonden, en rekening houdend met de frequentie van leggen (één ei per twee dagen) kon de legdatum worden berekend. Van de meeste nesten werd de legdatum echter bepaald aan de hand van de vleugellengte van de aangetroffen jongen: De handvleugellengte is een nauwkeurige maat voor de leeftijd van de jongen

Figuur 5.5

Frequentieverdeling van legdata (eerste ei van het legsel), in intervallen van vijf dagen. Gegevens uit Flevoland en Lauwersmeerpolder 1975-1994 ($n = 1385$ legsels met bekende legdatum).



(Zijlstra et al 1991). Verder werd een broedduur van 33 dagen aangenomen gerekend vanaf het eerste ei, zodat de legdatum kon worden berekend. De gemiddelde legdatum in de Lauwersmeer over de jaren 1977-1994 was dagnr 119.6 ($n = 559$ legsels), gerekend vanaf 1 januari (1 apr = 91). In Flevoland (periode 1975-1988) was de gemiddelde legdatum dagnr 115.9 ($n = 826$ legsels). Dit verschil tussen de polders bleek significant (MWU test, $p < 0.001$).

Figuur 5.5. geeft een overzicht van de frequentieverdeling van legdata per interval van vijf dagen. De meeste legsels werden gestart in de laatste week van april (dagnr 115-120, 288 legsels). De totale periode waarin legsels werden gestart bedroeg 81 dagen: het eerste ei werd gelegd op 23 maart en het eerste ei van het laatste legsel op 14 juni.

Verandering van legdatum in de loop der jaren

Tot 1881 was er in beide gebieden sprake van een geleidelijke vervroeging van de jaarlijkse gemiddelde legdatum, terwijl er in de jaren daarna een tegengestelde trend optrad (Figuur 5.6). De vroegste jaargemiddelde legdatum was 11 april (1981 Flevoland), terwijl 1986 een extreem laat jaar was (7 mei, Flevoland). Er bleek een positief verband te zijn tussen de jaargemiddeldes in de beide polders (lin.regr. $n = 12$ jaar, $p < 0.05$). In Flevoland en ook in de totale steekproef was er sprake van latere legdata in de loop der jaren (totaal: lin.regr. $y = 0.399x + 84.4$ $n = 1385$ nesten $p < 0.001$). Toevoeging van "gebied" als onafhankelijke variabele aan het model had ook een significant effect op de verklaarde variantie in legdatum ($p < 0.001$): In Flevoland werd vroeger gelegd dan in de Lauwersmeer.

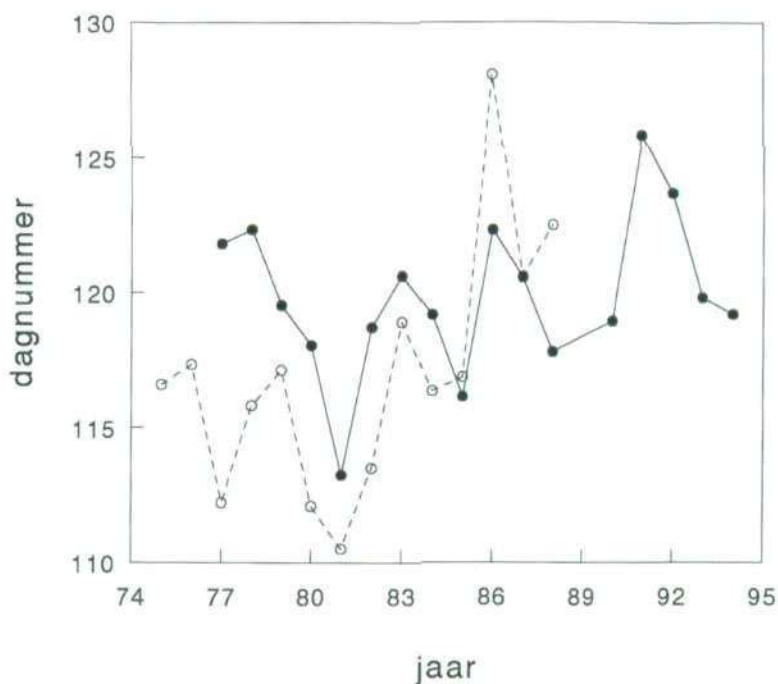
Verband tussen legdatum en legselgrootte

Bij veel soorten die één legsel per jaar produceren is er sprake van een afname van de legselgrootte in de loop van het seizoen (Meijer 1988). Dit bleek ook het geval bij de Bruine Kiekendief. Voor de legsels waarvan

Figuur 5.6

Gemiddelde legdata per jaar in de Lauwersmeer (●, n = 559 legsels) en Flevoland (○, n = 826).

1 mei = dagnr. 121



zowel de legdatum als de legselgrootte bekend waren, bleek een negatief verband tussen beide variabelen:

($y = -0.034x + 8.68$ n = 903 legsels, $p < 0.0001$). Er was echter sprake van een grote spreiding. Zo werden er tijdens de piek van het legseizoen, eind april, legselgroottes geproduceerd variërend van twee tot acht eieren.

5.3.3 Jongenproductie per nest

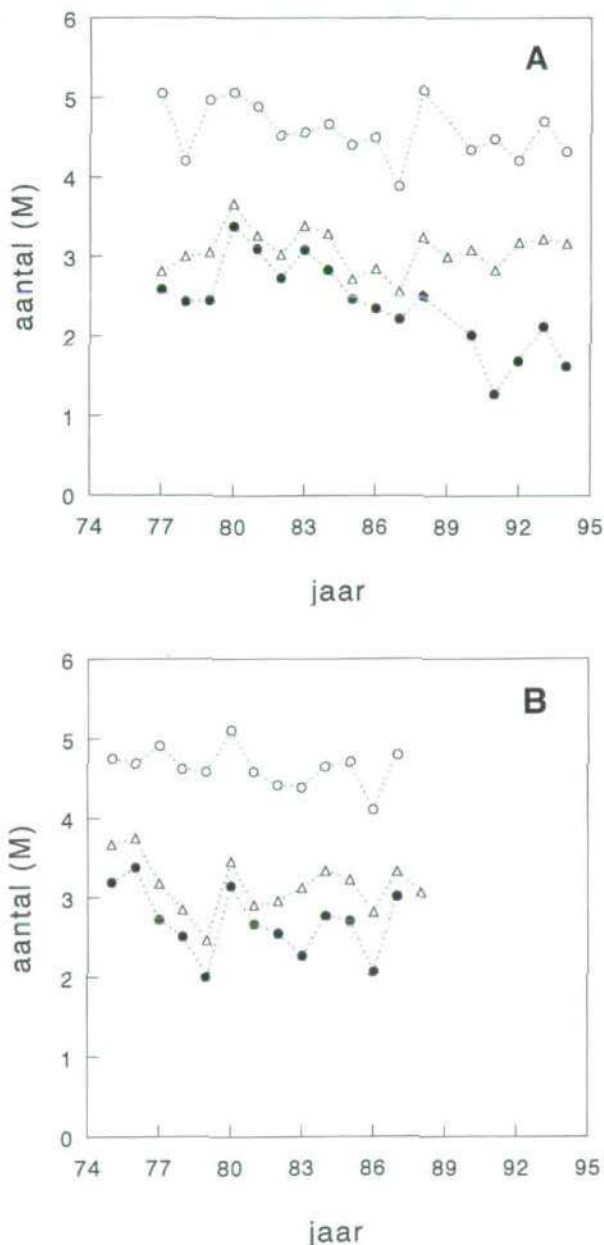
In totaal werden vanaf 1975 tot 1994 in totaal 3884 jongen geproduceerd die hadden overleefd tot de leeftijd waarop het geslacht met zekerheid kon worden vastgesteld. Al deze jongen werden geringd en de terugmeldingen van deze vogels werden gebruikt om de jaarlijkse en leeftijdsafhankelijke overleving na uitvliegen te berekenen (par. 5.5). Daarnaast is echter ook de overleving in het nest van belang voor de levensvatbaarheid van de populatie. In de Lauwersmeerpolder vlogen gemiddeld 3.08 jongen uit in de succesvolle nesten (n = 495), en in Flevoland 3.16 (n = 765). Dit verschil was niet significant (MWU test N.S.) Evenals bij de legselgrootte bleek de jongenproductie per succesvol nest een lichte afname te vertonen in de loop der jaren ($y = -0.014x + 4.3$ n = 1260 $p < 0.05$, Figuur 5.7). Wanneer de mislukte nesten werden meegerekend was de jongenproductie gemiddeld 2.38 per nest in de Lauwersmeer (n = 642) en 2.70 (n = 896) in Flevoland (verschil LM-FL, MWU test $p < 0.001$).

De jongenproductie per nest nam duidelijk af in de loop der jaren, zowel in de Lauwersmeer ($y = -0.08x + 8.96$ n = 642 $p < 0.0001$) als in Flevoland ($y = -0.04x + 5.62$ n = 896 $p < 0.02$). Deze afname was het sterkst in de Lauwersmeer (Fig. 5.7A), en werd vooral veroorzaakt door een verhoging van de fractie mislukte nesten in de laatste jaren van het onderzoek (Fig. 5.8). Bij de grote meerderheid van deze nesten waren er aanwijzingen van predatie, zowel in de eifase als in de nestjongentijd. In twee gevallen werd predatie door de vos direct geobserveerd en ook wer-

Figuur 5.7

Broedparameters in de Lauwersmeer (A) en Flevoland (B) in de loop der jaren.

- = gemiddelde legselgrootte
LM: n = 397, FL: n = 590 legsels.
- △ = gemiddelde jongenproductie per succesvol nest
LM: n = 495, FL: n = 765 broedsels.
- = gemiddelde jongenproductie per nest LM: n = 642, FL: n = 896 broedsels.



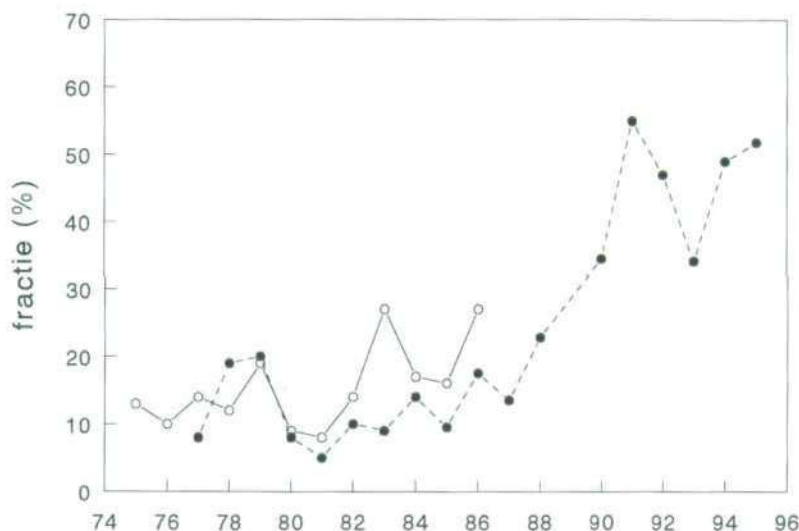
den resten van kiekendieven aangetroffen bij de vossenholen. Frequent werden de doodgebeten jongen nog op of bij de nesten aangetroffen.

5.3.4 Broedprestaties en veldmuisdichtheid

Voor een aantal "muizenspecialisten" onder de roofvogels en uilen is de Veldmuis de belangrijkste prooi-soort, en voor de Torenvalk en de Ransuil bleek de jaarlijkse jongenproductie sterk gecorreleerd aan de 3-jarige cyclus in de dichtheid van deze woelmuizensoort (Wijnandts 1984, Dijkstra 1988). Veldmuizen worden ook bij de Bruine Kiekendief regelmatig op de nesten aangetroffen, maar deze soort kan zeker niet worden omschreven als een muizenspecialist, afgaande op de prooiresten die werden gevonden (par. 5.2). Ook uit braakbalanalyses bleek dat er relatief veel vogels worden gevangen (Glutz von Blotsheim et al 1971). In hoeverre variaties in veldmuizenaanbod gevolgen hebben voor het broedsucces

Figuur 5.8

De fractie mislukte nesten in de Lauwersmeer (●) en in Flevoland (○) in de loop der jaren.



van de Bruine Kiekendief is niet bekend. Deze prooi-predator relatie zal in dit hoofdstuk worden geanalyseerd.

De meerjarige Veldmuis-cyclus

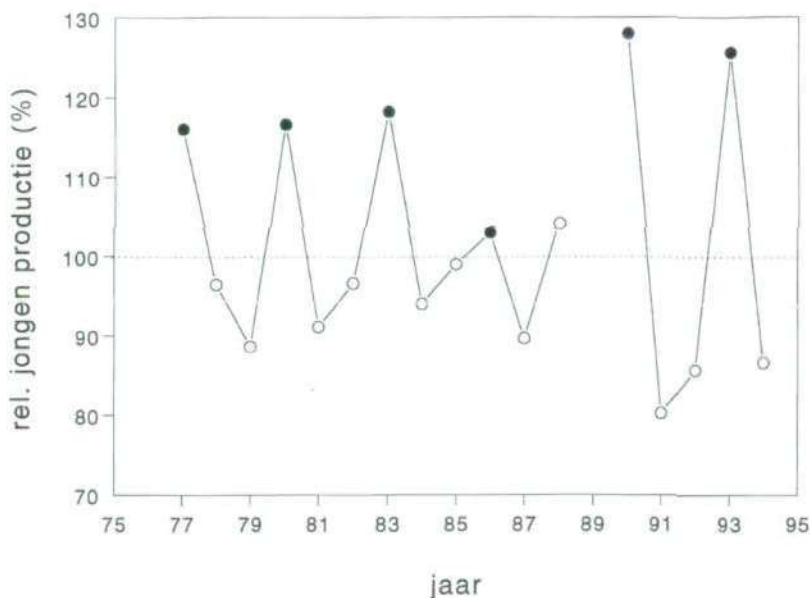
Na het droogvallen van de nieuwe polders werd steeds vastgesteld dat er na enige tijd "veldmuizenplagen" optraden, die veelal werden gevolgd door een of twee jaren met zeer lage dichtheden (Cavé 1968, Dijkstra 1994, zie Hst 4). Gedurende een groot deel van de periode na het droogvallen van Zuidelijk Flevoland en de Lauwersmeerpolder werden variaties in veldmuizendichtheid met behulp van een standaard vangprogramma gemeten. Voor de resterende jaren was informatie over de veldmuizenstand via andere bronnen beschikbaar. Zo kon voor beide polders een onderscheid worden gemaakt tussen "veldmuizenpiekjaren" en andere jaren (Hst.4). Hieruit bleek dat gemiddeld eens per drie jaar een piekjaar voorkwam. Deze meerjarige cyclus in aantallen is een bekend verschijnsel bij woelmuizen en komt vooral sterk tot uiting op hogere breedtegraad, bijvoorbeeld in Noord-Scandinavië (Hansson & Henttonen 1988).

Broedprestaties in relatie tot de Veldmuis-cyclus

De omvang van de broedpopulaties in zowel de Flevopolders als in de Lauwersmeer is in de loop der jaren aan grote veranderingen onderhevig geweest (par.5.1). De aanvankelijke drastische toename gevolgd door een afname werd vooral bepaald door een plotseling ontstaan van geschikt biotoop na de inpoldering, terwijl na enige jaren, door de ontginningen, de oppervlakte jaag- en broedbiotoop weer sterk werd gereduceerd, met name in Flevoland. Een eventueel effect van variaties in veldmuizendichtheid op het aantal broedparen wordt door bovenstaande veranderingen echter geheel gedomineerd. Het additioneel effect van de veldmuizen op het aantal broedparen werd dan ook geanalyseerd door het 3-punts lopend gemiddelde te berekenen van het aantal paren over de jaren, en het werkelijk gevonden aantal paren in jaar x uit te drukken als fractie van het 3-punts gemiddelde van de jaren $x-1$, x en $x+1$. Met dezelfde methode werd ook de gemiddelde jaarlijkse jongenproductie per nest uitgedrukt als fractie van het 3-jarige gemiddelde. Ook de totale jongenpro-

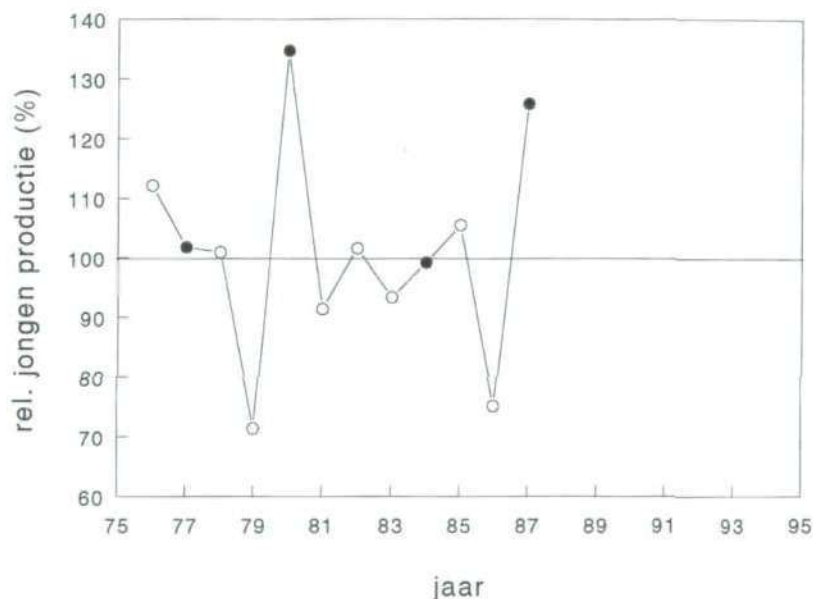
Figuur 5.9

De uitgevlogen jongenproductie van de gehele populatie in de loop der jaren in de Lauwersmeerpolder in veldmuispiekjaren (●) en de andere jaren (○). De produktie per jaar staat uitgezet als fractie (%) van het driejarig doorlopend gemiddelde (100%).



Figuur 5.10

De uitgevlogen jongenproductie van de gehele populatie in de loop der jaren in Flevoland, in veldmuispiekjaren (●) en de andere jaren (○). De produktie per jaar staat uitgezet als fractie (%) van het driejarig doorlopend gemiddelde (100%).



duktie per jaar van de gehele populatie, berekend uit het aantal nesten vermenigvuldigd met de jongenproductie per nest, werd op dezelfde manier uitgezet (Figuur 5.9 en 5.10). Het aantal broedparen in de Lauwersmeerpolder was significant hoger in de veldmuispiekjaren dan in de overige jaren (MWU test $n = 17$ jaar, $p < 0.01$). Ook de jongenproductie per nest was hoger in de veldmuispiekjaren ($p = 0.05$). De combinatie van beide bovenstaande factoren resulteerde in een aanzienlijk hogere produktie-index van de gehele populatie in de goede veldmuisjaren (MWU test $p < 0.001$, Fig. 5.9). In Flevoland was het verband minder duidelijk: Zowel het aantal broedparen als het aantal jongen per nest waren niet significant hoger in de veldmuispiekjaren dan in de resterende jaren. Het produkt van beiden, namelijk de totale jongenproductie was echter wel significant hoger in de veldmuispiekjaren (MWU test $n = 12$ jaar, $p < 0.05$, Fig. 5.10).

Samenvattend kan worden gesteld dat de gemiddelde jaarlijkse legsel-

grootte in Flevoland en de Lauwersmeerpolder een kleine maar statistisch significante afname vertoonde in de loop der jaren. Door het negatieve verband tussen legselgrootte en legdatum, dat reeds bij veel soorten is aangetoond (Meijer 1988), en dat ook bij de Bruine Kiekendief bleek op te treden ging de afname van de legselgrootte samen met een latere gemiddelde legdatum in de tweede helft van de onderzoeksperiode toen de broedpopulaties in beide polders in omvang afnamen. Van 1975 tot 1981 trad er echter een tegenovergestelde trend in legdatum op. Het aantal uitgevlogen jongen per nest nam eveneens af in de loop der jaren, hoewel dit effect in de Lauwersmeerpolder veel sterker was dan in Flevoland. Dit was vooral te wijten aan de verhoogde fractie gepredeerde nesten in de Lauwersmeer in recente jaren. Dat niet alleen verhoogde predatie van de broedsels een rol speelde bleek uit het feit dat ook het aantal uitgevlogen jongen per succesvol nest een lichte afname vertoonde in de loop der jaren, vergelijkbaar met de afname in legselgrootte. Deze resultaten zijn in lijn met de aangetoonde verminderde hoeveelheid prooi op de nesten die optrad in de jaren tachtig. De belangrijkste oorzaak van deze afname in broedsucces is dus waarschijnlijk de verslechterde voedselsituatie in die jaren in de polders. Hoewel de Bruine Kiekendief niet een uitgesproken muizenspecialist is, werd aangetoond dat de drie-jarige cyclus in de omvang van de veldmuiskpopulaties in de polders een significante bijdrage leverde aan de verklaarde variantie van de reproductieparameters. Vooral het aantal broedparen was aanzienlijk hoger in de veldmuiskpiekjaren, maar ook het aantal uitgevlogen jongen per nest was gemiddeld hoger in die jaren. De combinatie van deze twee factoren resulteerde in een verhoogde produktie van de populatie in de goede veldmuiskjaren. De Veldmuis is als prooi-soort voor de Bruine Kiekendief dus belangrijker dan op basis van de gevonden prooi-soorten op de nesten zou worden verwacht.

5.4 Broedselsamenstelling

Ouders die de meeste reproducerende nakomelingen groot brengen, zijn door het proces van natuurlijke selectie in het voordeel, vergeleken met minder produktieve ouders. Immers hun genen verspreiden zich het snelst in de populatie. Daarnaast is het echter de vraag, wat de optimale verhouding is tussen het aantal ♂♂ en ♀♀ nakomelingen.

Uitgaande van het simpele feit dat ieder individu één vader en één moeder heeft, en beide geslachten evolutionair gezien dus even belangrijk zijn, concludeerde Fisher (1930) dat een gelijke ouderlijke investering in beide geslachten een evolutionair stabiele strategie (ESS) is. Als het groot brengen van één ♂ een even grote investering vergt als één ♀, is een 50% sex ratio (% ♂♂) dus evolutionair stabiel. In het geval dat de kosten per jong verschillen tussen ♂♂ en ♀♀, voorspelt de theorie van Fisher echter een overschot van de "goedkope" sexe aan het eind van de jongentijd. Het mechanisme waardoor deze scheve sex ratio ontstaat, zou kunnen werken op het primaire niveau bij de bevruchting van de eicel. Ook is selectieve sterfte van de "dure" sexe tijdens de ontwikkeling een mogelijkheid. Fisher voorspelt dus de volgende relatie:

$$\frac{\text{aantal } \text{♂♂}}{\text{aantal } \text{♀♀}} = \frac{\text{kosten per } \text{♀}}{\text{kosten per } \text{♂}}$$

Trivers en Willard (1973) benadrukten echter dat de optimale sex ratio van de nakomelingen niet voor alle ouders dezelfde hoeft te zijn. Bij edel-

herten bijvoorbeeld, heeft de conditie van de moeder een groter effect op het aantal nakomelingen van haar zonen, dan van haar dochters. Een moeder in goede conditie is in staat om een grote, fysiek sterke zoon groot te brengen, die als gevolg daarvan een grote roedel kan bevruchten, terwijl een zoon die minder goed doorvoed is meestal geen nakomelingen produceert. De variatie in het aantal nakomelingen van dochters is echter veel minder groot en minder afhankelijk van hun conditie. In deze situatie is het voor een moeder in uitstekende conditie gunstig om een zoon te produceren, terwijl een moeder in slechte conditie gemiddeld meer kleinkinderen krijgt als zij een dochter voortbrengt (Clutton-Brock 1986). Bij vogels zijn afwijkingen van de 50% sex ratio uitzondering. Hierbij moet overigens worden aangetekend dat er slechts van een beperkt aantal soorten grote steekproeven beschikbaar zijn (Clutton-Brock 1986, Gowaty 1993).

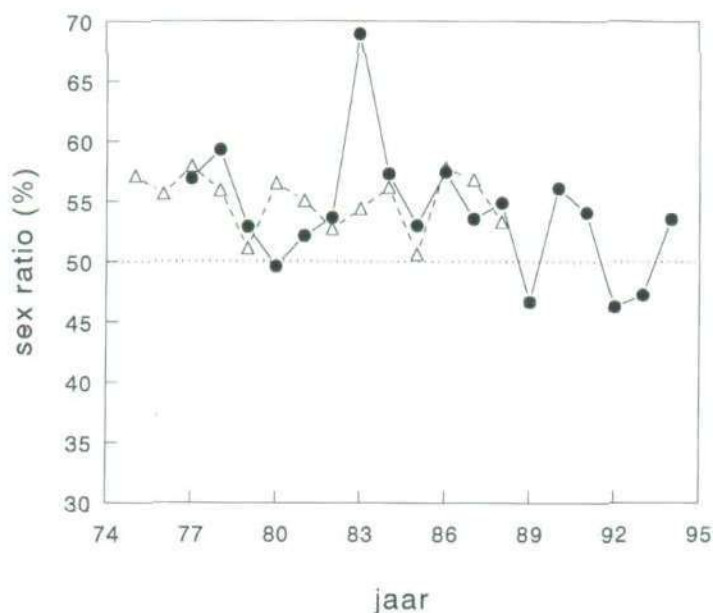
Uitgaande van de sex ratio theorie vormen roofvogels een interessante groep omdat ze omgekeerde sexuele dimorfie vertonen (♀ zijn groter dan ♂). Indien het verschil in lichaamsgewicht een verschil in voedselbehoefte met zich mee brengt, voorspelt de theorie van Fisher (gelijke investering in beide sexen) een meerderheid van ♀ aan het eind van de jongenperiode als optimaal. Een verschil in lichaamsgewicht betekent niet automatisch dat er ook sprake is van een verschillende voedselbehoefte:

.....
De klauw van een mannetje (links) en een vrouwtje (rechts) van de Bruine Kiekendief. Dit opvallende verschil in grootte wordt gebruikt om het geslacht van de nestjongen vast te stellen. Overigens zijn de vrouwtjes meestal ook zwaarder dan de mannetjes. (copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter).



Figuur 5.11

De gemiddelde jaarlijkse sex ratio (% $\sigma\sigma$) van de Bruine Kiekendief aan het eind van de nestjongenperiode.
 \triangle = Flevoland;
 \bullet = Lauwersmeerpolder



Bij sperwers, die een sterke seksuele dimorfie vertonen, bleken de $\sigma\sigma$ nestjongen evenveel te eten als de ♀♀ (Newton 1978). Als verklaring hiervoor werd aangevoerd dat de $\sigma\sigma$ aktiever waren dan de ♀♀ , waardoor ze, ondanks hun lager lichaamsgewicht, toch evenveel voedsel nodig hadden als de ♀♀ .

Ook bij de Bruine Kiekendief is er sprake van seksuele dimorfie: een volgroeid ♀ weegt gemiddeld 737 gram en een σ 540 gram (Glutz von Blotzheim et al. 1971). In dit hoofdstuk wordt de groei, de energieuitgave en de voedselbehoefte van $\sigma\sigma$ en ♀♀ nestjongen beschreven, in relatie tot de sex ratio (% $\sigma\sigma$) aan het eind van de jongentijd. Dit tegen de achtergrond van Fisher's sex ratio theorie.

5.4.1 Sex ratio van de nestjongen

Bij nestjongen van de Bruine Kiekendief kan op basis van uiterlijke kenmerken het geslacht worden vastgesteld vanaf een leeftijd van ongeveer 20 dagen. De klauwlengte is hiervoor een betrouwbare maat (Zijlstra et al 1992, Krijgsveld 1994). Op jongere leeftijd is de seksuele dimorfie nog niet voldoende ontwikkeld om $\sigma\sigma$ en ♀♀ met zekerheid te kunnen onderscheiden. Vanaf de derde week tot het uitvliegen (± 35 -40 dagen) werden in totaal 3866 jongen geringd en gesexed in Flevoland ($n = 2372$) en de Lauwersmeerpolder ($n = 1494$). Van de 20 jaar (1975-1994) waarvan gegevens beschikbaar waren, bleken in 16 jaren de $\sigma\sigma$ in de meerderheid te zijn. Slechts in 4 jaren was er een ♀ overschot (Figuur 5.11). De gemiddelde sex ratio was 55.06% ($n = 3863$ jongen, 1229 nesten), en was significant afwijkend van 50% (p binom. < 0.001). Zowel in Flevoland (55.1%) als in de Lauwersmeerpolder (54.9%) trad dit op, en de fractie $\sigma\sigma$ was niet significant verschillend in de beide polders ($X^2 = 0.45$, n.s.). In een eerdere publikatie (Zijlstra et al 1992) werd op basis van een deel van de jaren (1979-1987) reeds aangetoond dat er bij de Bruine Kiekendief sprake was van een toename in sex ratio als functie van de geboortedatum van het broedsel ($n = 2260$ jongen). In het totale materiaal (1975-1994, $n = 3863$) was er weliswaar sprake van eenzelfde trend, maar de relatie was statistisch niet significant (logist. regr. In $(p/(1-p)) = 0.0055 \times -0.437$, $p < 0.10$).

Nestjongen van de Bruine Kiekendief. Doordat het vrouwtje vanaf het eerstgelegde ei reeds begint met broeden komen de jongen niet tegelijkertijd uit. In dit nest is het oudste van de zes jongen reeds 12 dagen oud, de jongste is net geboren, terwijl het zevende ei nog niet is uitgekomen. (copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter).



5.4.2 Groei, energieverbruik en voedselbehoefte van ♂♂ en ♀♀

Groei

Op basis van veldgegevens uit de jaren 1990-1994 werd de groei van ♂♂ en ♀♀ nestjongen berekend (Riedstra 1995 en Figuur 5.12). Hiervoor werden alleen individuen gebruikt die overleefden tot het laatste bezoek voor uitvliegen. Tijdens de eerste tien dagen na het uitkomen van de eieren was er nog geen sprake van een verschil in lichaamsgewicht tussen beide sexen. Op een leeftijd van twintig dagen was er al sprake van een gemiddeld verschil in gewicht van ongeveer 100 gram. Het asymptotisch gewicht, berekend met behulp van een logistisch groeimodel was 734 gram voor de ♀♀ en 564 gram voor de ♂♂ in de natuurlijke situatie (Tabel 5.1).

In Figuur 5.12 staan tevens de logistische groeicurves uitgezet van 6 ♀♀ en 7 ♂♂ die in het laboratorium ad libitum voedsel kregen aangeboden vanaf de geboorte. De curves werden berekend voor zowel het nuchtere ochtendgewicht (voor de eerste maaltijd) als voor het avondgewicht (na de laatste maaltijd).

van beide atomen worden vastgesteld. Tijdens de meetperiode nemen de concentraties vervolgens af door bovengenoemde processen en door opname van ongelabeld water via het voedsel. Aan een tweede bloedmonster (final) na één of twee dagen worden de eindconcentraties bepaald, en uit het verschil in concentratie-afname van O^{18} en D_2 kan vervolgens de CO_2 produktie, en daarmee het energieverbruik worden bepaald (zie Masman 1986).

In dit experiment werden de metingen uitgevoerd met jongen op een leeftijd van 23-25 dagen. Per nest werd één ♂ en één ♀ geselecteerd waardoor een gepaarde vergelijking tussen de sexen mogelijk werd, en eventuele verschillen tussen de nesten (weersomstandigheden, genetische verschillen etc.) konden worden uitgesloten. Er werd een meetperiode van 48 uur tussen het initial en final bloedmonster in acht genomen, waardoor variatie tussen dagen zo veel mogelijk werd uitgesloten. In totaal werden bij acht nesten één ♂ en één ♀ gemeten. Voor verdere details over de proefopzet en de analyse methoden wordt verwezen naar Riedstra (1995). Het energieverbruik van de ♀♀ was in alle acht nesten hoger dan dat van hun broers (Riedstra 1995), en dit verschil bleek statistisch significant (Wilcoxon S.R. $p < 0.005$, Tabel 5.2). Het gemiddelde energieverbruik van de ♀♀ bedroeg 573 kJoule/dag, en van de ♂♂ 709 kJoule/dag. Uit een multiple regressie analyse bleek echter dat noch het geslacht, noch (de geringe variatie in) leeftijd een significante bijdrage leverden aan de verklaarde variantie in energieverbruik. Alleen lichaamsgewicht had een significant positief effect ($r^2 = 0.45$ $p < 0.005$). Ook de interactie tussen lichaamsgewicht en geslacht had geen effect op het energieverbruik. Met andere woorden: Het verband tussen metabolisme-niveau en gewicht was gelijk voor ♂♂ en ♀♀. Het verschil in energieverbruik tussen ♂♂ en ♀♀ was dus vooral gebaseerd op een verschil in lichaamsgewicht. Lineaire regressie toegepast op de log-getransformeerde datapunten gaf het volgende verband:

$$\log DEE = 0.998 * (\log G) + 0.0337 \quad r^2 = 0.448 \quad p < 0.005$$

oftewel: $DEE = 1.081 * G^{0.998}$

waarbij geldt:

DEE = energieverbruik per dag (kJoules/dag)

G = gewicht (gram)

Het is opvallend dat de richtingscoëfficiënt in deze intraspecifieke vergelijking bij benadering 1 is (0.998), in afwijking de van de interspecifieke relatie tussen energieverbruik en lichaamsgewicht (r.c. = 0.65, Masman et al 1989).

Bij een volgroeid dier, waarbij het lichaamsgewicht en de lichaamssamenstelling constant blijven, is er sprake van een evenwicht tussen enerzijds de energetische uitgaven en anderzijds de energie opname (gemetaboliseerde energie). Bij jongen is echter een overschot op de "voedselbalans" te verwachten, waardoor groei mogelijk wordt. Ook de gemeten jongen in het veld vertoonden groei tijdens de 48 uur van de "zwaar water" meting: de ♂♂ gemiddeld 11.7 gr/dag en de ♀♀ 17.8 gram per dag. Volgens Ricklefs (1974) zijn de kosten van biosynthese bij groeiende vogels gemiddeld 7 kJoule per gram lichaamsgroei. Op deze manier kon worden berekend dat de ♂♂ tijdens de meetperiode gemiddeld $7 * 11.7 = 81.9$ kJ/dag gemetaboliseerde energie hadden geïnvesteerd in groei en de ♀♀ $7 * 17.8 = 124.6$ kJ/dag.

De energetische uitgaven (gemeten met de zwaar water methode) ver-

meerderd met de kosten voor biosynthese leverde een schatting op voor de totale hoeveelheid dagelijks gemetaboliseerde energie (DME) van ♂♂ en ♀♀. De DME van de ♀♀ bleek significant hoger dan de DME van hun broers (Wilcoxon S.R. $p < 0.01$, Tabel 5.2).

Bij zowel ♂♂ als ♀♀ bleek de DME in de veldsituatie nagenoeg identiek aan de DME gemeten in het laboratorium op dezelfde leeftijd (24 dagen) met overmaat voedsel en op kamertemperatuur (MW-U test: ♂♂_{veld} - ♂♂_{lab} N.S. ♀♀ idem; Tabel 5.2).

Gegeven een verteringsefficiëntie van 71%, en een calorische waarde van het voedsel van 6.397 kJoules per gram (ééndagskuikens, zie Krijgsveld 1994) was de geschatte dagelijkse voedselopname in het veld op een leeftijd van 24 dagen gemiddeld 144 gram/dag voor de ♂♂ en 183 gram/dag voor de ♀♀ (Tabel 5.2).

Tabel 5.2

Dagelijkse energieuitgave (DEE_{veld}) gemeten d.m.v. D₂¹⁸O, van 8 ♀♀ en 8 ♂♂ nestjongen van de Bruine Kiekendief in de Lauwersmeerpolder, op een leeftijd van 24-26 dagen (kJoules/dag ± s.d.).

Netto dagelijkse energieopname: $DME_{veld} = DEE_{veld} + groei(gr/dag) \cdot E_{groei}(kJ/gr)$

Aanname: $E_{groei} = 7 \text{ kJ/gr}$ ((biosynthesekosten per gram groei (Ricklefs 1974)).

Bruto energieopname: $GEI_{veld} = DME_{veld} \cdot 1/verteringsefficiëntie$

Aanname: verteringsefficiëntie = 0.71 ((gemeten in de lab situatie (Krijgsveld 1994)).

Bruto voedselopname: $GFI_{veld} = GEI_{veld} \cdot 1/calorische \text{ waarde voedsel}$

Aanname: calorische waarde voedsel = 6.397 kJ/gr vers ((ééndagskuikens (Krijgsveld 1994)).

Ter vergelijking staat tevens de opname bij ad libitum voedselaanbod in het laboratorium weergegeven (n = 7 ♂♂ en 6 ♀♀).

De Bruto dagelijkse voedselopname (GFI_{lab}) werd per individu berekend over leeftijd 22-26 dagen.

De Bruto dagelijkse energieopname (GEI_{lab}) = $GFI_{lab} \cdot 6.397$ (zie boven)

De Netto dagelijkse energieopname (DME_{lab}) = $GEI_{lab} \cdot 0.71$ (zie boven)

	VELD			LAB (ad lib.)
DEE ♂ kJ/d	573 ± 118	$p < 0.005$		-----
DEE ♀ kJ/d	709 ± 107			-----
DME ♂ kJ/d	655 ± 213	$p < 0.01$	← N.S. →	678 ± 35
DME ♀ kJ/d	832 ± 154		← N.S. →	815 ± 40
GEI ♂ kJ/d	923 ± 300			954 ± 49
GEI ♀ kJ/d	1172 ± 217			1148 ± 57
GFI ♂ gr/d	144 ± 47			149 ± 8
GFI ♀ gr/d	183 ± 34			180 ± 9

5.4.3 Ouderlijke investering in zonen en dochters

De voedselopname van de jongen tijdens hun ontwikkeling is niet bekend in de veldsituatie. Op een leeftijd van 24 dagen was de consumptie in het veld gelijk aan die in gevangenschap, zoals bleek in de vorige paragraaf. Het is dan ook aannemelijk dat de totale hoeveelheid voedsel gegeten in gevangenschap tot een leeftijd van 70 dagen was bereikt, een goede schatting geeft van de totale opname in het veld zolang de jongen door de ouders worden verzorgd. Voor een ♀ was de gemiddelde voedselbehoefte in gevangenschap 9136 gram en voor een ♂ 7252 gram (par. 5.4.2). Voor een ♀ nestjong moeten de ouders dus 1.26 keer zo veel voedsel verzamelen als voor een ♂.

De theorie van Fisher (1930) voorspelt een gelijke ouderlijke investering in beide sexen:

$$\frac{\text{kosten per } \text{♀}}{\text{kosten per } \text{♂}} * \frac{\text{aantal } \text{♀}}{\text{aantal } \text{♂}} = 1 \quad (\text{zie par. 5.4})$$

De sex ratio (% ♂♂) aan het eind van de nestjongenperiode in de Lauwersmeer en Flevoland bedroeg 55.0% (n = 3866 jongen; 2126 ♂♂ en 1740 ♀♀, zie par. 5.4.1).

Alle variabelen in bovenstaande vergelijking zijn hiermee gekwantificeerd:

	indiv.		
	kosten	aantal	
♀♀	9136	1740	= 1.03
♂♂	7252	2126	

Oftewel de ♀/♂ ratio in voedselbehoefte per individu (1.26), vermenigvuldigd met de ♂/♀ ratio in aantallen geproduceerd (0.82) is voor de Bruine Kiekendief bij benadering 1. Hoewel meer ♂♂ dan ♀♀ werden grootgebracht kregen beide sexen in totaal over de gehele verzorgingsperiode van 70 dagen evenveel prooi als gevolg van de lagere voedselbehoefte van de ♂♂. Dit resultaat is in overeenstemming met de theorie van Fisher (1930).

5.4.4 Oorzaken van afwijkende sex ratios: primaire of secundaire mechanismen?

De afwijkende sex ratio (55% ♂♂) bij de nestjongen van de Bruine Kiekendief aan het eind van de nestjongenperiode (de secundaire sex ratio), kan in theorie zijn veroorzaakt door een verhoogde kans op bevruchting van een mannelijke (Z) eicel, vergeleken met een vrouwelijke (W) eicel. Bij vogels is namelijk het vrouwtje het heterogametische geslacht, in tegenstelling tot zoogdieren. Een dergelijk mechanisme zou afwijkende primaire sex ratios (bij de geboorte) tot gevolg hebben die mogelijk blijven bestaan tot het eind van de nestjongentijd. In de enkele gepubliceerde studies aan vogels werden tot op heden echter geen afwijkende primaire sex ratios aangetroffen (Clutton-Brock (1986), Gowaty (1993). Een alternatief mechanisme, resulterend in afwijkende secundaire sex ratios zoals bij de Bruine Kiekendief, is differentiele sterfte van één van beide sexen tijdens de ontwikkeling. Differentiele sterfte van ♂♂ in het nest werd aangetoond bij de Kleine Mantelmeeuw (Griffiths 1992). Om te kunnen achterhalen via welke mechanismen de afwijkende sex ratio aan het eind van de nestjongentijd bij de Bruine Kiekendief is ontstaan, is het noodzakelijk om vlak na de geboorte, en voordat sterfte van nestjongen is opgetreden, het geslacht van de jongen vast te stellen met behulp van moleculaire DNA technieken. Hiertoe werden in 1993 en 1994 bloedmonsters van de pasgeboren jongen verzameld in de Lauwersmeerpolder (Riedstra 1995). Definitieve sexe-bepaling met deze methode is op dit moment echter nog niet mogelijk, waardoor geen zekerheid bestaat op welke manier de afwijkende sex ratio tot stand komt. In het (hypothetische) geval dat differentiele sterfte hierbij een rol speelt, kan de sex ratio van de overlevende jongen echter worden berekend, afhankelijk van de mate van sterfte die was opgetreden. Hiertoe werd een simulatie uitgevoerd. In het model is het aanzienlijke verschil in voedselbe-

hoeft tussen ♀♀ en ♂♂ het uitgangspunt. In het voorgaande werd reeds aangetoond dat een ♀ gemiddeld een faktor 1.26 meer voedsel nodig heeft dan een ♂. De voedselbehoefte van een broedsel was dus afhankelijk van de sexe-samenstelling. Aannemende dat de kans op mortaliteit toenam met de voedselbehoefte, kon een weegfactor worden berekend voor de kans op mortaliteit, afhankelijk van de sexe-samenstelling van het broedsel (voorbeeld voor een 6-legsel, Tabel 5.3).

Tabel 5.3

De totale voedselbehoefte (kg) tot een leeftijd van 70 dagen was bereikt bij een broedsel van 6 jongen, afhankelijk van de sexe-samenstelling. Tevens staat de relatieve voedselbehoefte uitgezet, uitgedrukt als fractie van de behoefte van een nest met 3 ♂♂ en 3 ♀♀. De relatieve voedselbehoefte werd in de simulatie gebruikt als weegfactor voor de kans op mortaliteit. Ook staat de frequentie van voorkomen van de verschillende sexe-combinaties weergegeven, uitgaande van een binomiale verdeling met $p = 0.5$.

broedsel-samenstelling	primaire frequentie bin. $p = 0.5$	voedsel-behoefte (kg)	relatieve behoefte (mort.factor)
♂♂♂♂♂♂	0.0156	43.512	0.885
♂♂♂♂♂♀	0.0938	45.396	0.923
♂♂♂♂♀♀	0.2344	47.280	0.962
♂♂♂♀♀♀	0.3125	49.164	1.000
♂♂♀♀♀♀	0.2344	51.048	1.038
♂♀♀♀♀♀	0.0938	52.932	1.077
♀♀♀♀♀♀	0.0156	54.816	1.115

In het simulatiemodel golden de volgende aanames:

Aanname 1: De primaire sex ratio (% ♂♂) was voor iedere initiële broedseelgrootte gemiddeld 50%, en de verschillende combinaties van ♂♂ en ♀♀ binnen broedsels kwamen voor volgens de binomiale frequentieverdeling met $p = 0.5$ (voorbeeld voor 6 legsels: zie tabel 5.3).

Aanname 2: Beide geslachten werden even concurrentiekrachtig verondersteld. In de nesten waarin sterfte optrad werd de kans dat een ♀ of een ♂ doodging uitsluitend bepaald door de frequentie van voorkomen van beide sexen: In het theoretische geval van 100 nesten met 4 jongen, bestaande uit 3 ♀♀ en 1 ♂, waarvan één jong doodging, was dit in 75 nesten een ♀ en in 25 nesten een ♂. De sex ratio per sexe-combinatie veranderde dus niet als gevolg van mortaliteit!!

Aanname 3: Per broedseelgrootte werd de in het veld vastgestelde mortaliteit verdeeld over de verschillende sexe-combinaties, afhankelijk van de relatieve voedselbehoefte van de broedsels (voorbeeld 6-broedsels: Tabel 5.3)

De velddata werden gebruikt om de frequentie van voorkomen van verschillende (primaire) broedseelgroottes te kwantificeren. (N_x)
 x = primaire broedseelgrootte ($x = 2-7$).

Volgens de binomiale verdeling ($p = 0.5$) werden vervolgens voor iedere broedseelgrootte de aantallen nesten met verschillende sexe-combinaties berekend. ($N_{x,y}$)
 y = aantal ♂♂ in het broedsel; voor een broedsel van zes jongen: $y = 0-6$.

Uit de veldgegevens werd per broedseelgrootte berekend welke fractie van de nesten minstens één jong verloor: ($p_{mrt1,x}$ stap 1)

Vervolgens werd op basis van de relatieve voedselbehoefte van het broedsel een weegfactor voor de kans op mortaliteit berekend ($k_{x,y}$ voorbeeld

Tabel 5.3), en kon voor iedere sexe-combinatie het aantal broedsels worden berekend dat minstens één jong zou gaan verliezen:

$$N_{x,y,mrt1} = N_{x,y} * p_{mrt1,x} * k_{x,y}$$

Hiermee was tevens per sexe-combinatie het aantal broedsels bekend dat geen sterfte had ondergaan:

$$N_{x,y,compl} = N_{x,y} - N_{x,y,mrt1}$$

De sex ratio kon per broedselgrootte worden berekend uit de frequentie van voorkomen van de verschillende sexe-combinaties, zowel in de nesten zonder sterfte als in de groep die minstens één jong verloor.

Een deel van deze nesten verloor echter nog één of meerdere jongen (stap 2, etc.) en hiervoor werd dezelfde berekening opnieuw uitgevoerd:

$$N_{x,y,mrt2} = N_{x,y,mrt1} * p_{mrt2,x} * k_{x,y} \text{ etc.}$$

Op deze manier werd de in het veld waargenomen nestjongen mortaliteit gebruikt. Alleen de verdeling van de sterfte over ♂♂ en ♀♀ werd gesimuleerd door de overall kans op mortaliteit per broedselgrootte voor iedere sexe-combinatie te vermenigvuldigen met de relatieve voedselbehoefte van het broedsel. Als voorbeeld wordt in Tabel 5.4, voor 5-legsels, het resultaat van de gesimuleerde differentiele sterfte weergegeven. Op dezelfde manier werden ook de sterfte-afhankelijke sex ratios van de andere legselgroottes berekend.

Het overall resultaat van de simulatie staat weergegeven in Figuur 5.13. Hoe groter het aantal overlevende nestjongen hoe hoger de sex ratio. (6 of 7 overlevende jongen: SR = 67%). Dit was een gevolg van het feit dat in grote legsels slechts een kleine fractie nesten geen mortaliteit ondervond: voor 6-legsels slechts 2.4%. Door de scheve verdeling van gesimuleerde sterfte over de sexe-combinaties (hoe meer ♀♀ hoe groter de fractie nesten met sterfte) en de hoge overall fractie van de grote legsels met mortaliteit (6-legsels: 97.6%) waren de (enkele) grote broedsels zonder mortaliteit sterk door ♂♂ gedomineerd. De laagste sex ratios werden gevonden bij 2 of 3 overlevende jongen (± 50%, Figuur 5.13). Dit had twee oorzaken: Broedsels met bijvoorbeeld 3 overlevende jongen bestonden uit complete 3-legsels en uit oorspronkelijk grotere legsels die mortaliteit hadden ondervonden. Ten eerste trad in 3-legsels minder vaak mortaliteit op zodat de sex ratio van complete 3-broedsels minder afweek van 50% dan bij de grote legsels. Ten tweede bestonden de oorspronkelijk grotere broedsels die mortaliteit hadden ondervonden tot er drie jongen waren overgebleven vooral uit ♀♀ (zie Tabel 5.4). Deze twee factoren waren verantwoordelijk voor de relatief lage sex ratios bij twee of drie overlevende jongen. Opvallend was verder dat de sex ratio bij één overlevend jong weer iets hoger was (53%, Figuur 5.13). Dit werd veroorzaakt door het relatief grote aantal nesten waar ook het laatste jong dood ging: 119 van de 187 nesten die ooit één jong hadden, oftewel 63.6%. Immers hoe groter de fractie (door ♀♀ gedomineerde) nesten met sterfte, hoe meer de ♂-broedsels domineerden in de groep nesten die geen verdere sterfte ondervond, resulterend in een relatief hoge sex ratio van deze groep (zie ook Tabel 5.4).

De vorm van de gesimuleerde sex ratio curve, als functie van het aantal overlevende jongen, vertoonde een opmerkelijke overeenkomst met de data uit het veld (Figuur 5.13): Bij een groot aantal overlevende jongen

relatief hoge sex ratio's, bij twee of drie overlevende jongen de laagste waarden en opnieuw een stijging als slechts één jong overleefde. Echter, de overall gesimuleerde sex ratio was 52.32% ($n = 2497$ overlevende jongen), terwijl de afwijking van 50% in werkelijkheid twee keer zo groot was (55.0%, par. 5.4.1). Bovendien bleek dat het model weliswaar veel van de waargenomen variatie in sex ratio verklaarde bij de grote legfels (6/7 en 5, Figuur 5.14. A en B), maar aanzienlijk minder in de kleine legfels (4 en 2/3, Figuur 5.14. C en D). Bij de kleine legfels bleek de sex ratio van de complete broedsels juist het laagst, en hoe meer sterfte er was opgetreden hoe hoger de sex ratio van de overlevers. De simulatie leverde een tegengestelde trend op, behalve bij extreme sterfte, wanneer slechts één jong overleefde (Figuur 5.14. C en D). In de kleine legfels is dus waarschijnlijk een ander mechanisme verantwoordelijk voor de gevonden variatie in sex ratio, afhankelijk van de opgetreden sterfte. Een systeem waarbij de primaire sex ratio afhankelijk is van de leg-uitkomstvolgorde van de eieren zou de hogere sex ratio na grotere sterfte bij de kleine legfels kunnen verklaren. Een dergelijk proces werd reeds aangetoond bij de Torenvalk (Dijkstra et al. 1990).

Aangezien het laatst geboren jong binnen het broedsel als eerste sterft bij

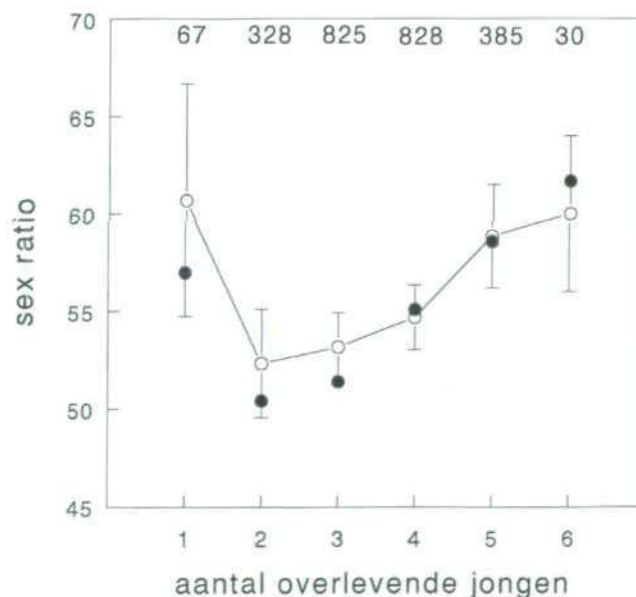
Tabel 5.4

De gesimuleerde secundaire sex ratios van 5-legfels ($n = 418$), uitgaande van 50% primaire sex ratio volgens de binomiale verdeling van ♂♂/♀♀ combinaties. Het aantal nesten waarin mortaliteit optrad werd ontleend aan de veldgegevens. De verdeling van de sterfte over de nesten werd bepaald door de relatieve voedselbehoefte van de broedsels (voorbeeld, Tabel 5.3). De middelste kolom geeft de secundaire sex ratio van 5-legfels met een verschillend aantal overlevende jongen. Merk op dat in de nesten waar (opnieuw) sterfte op zal treden, de ♀♀ in de meerderheid zijn ($SR < 50\%$), en dat de sex ratio in de betreffende groep niet verandert door de mortaliteit.

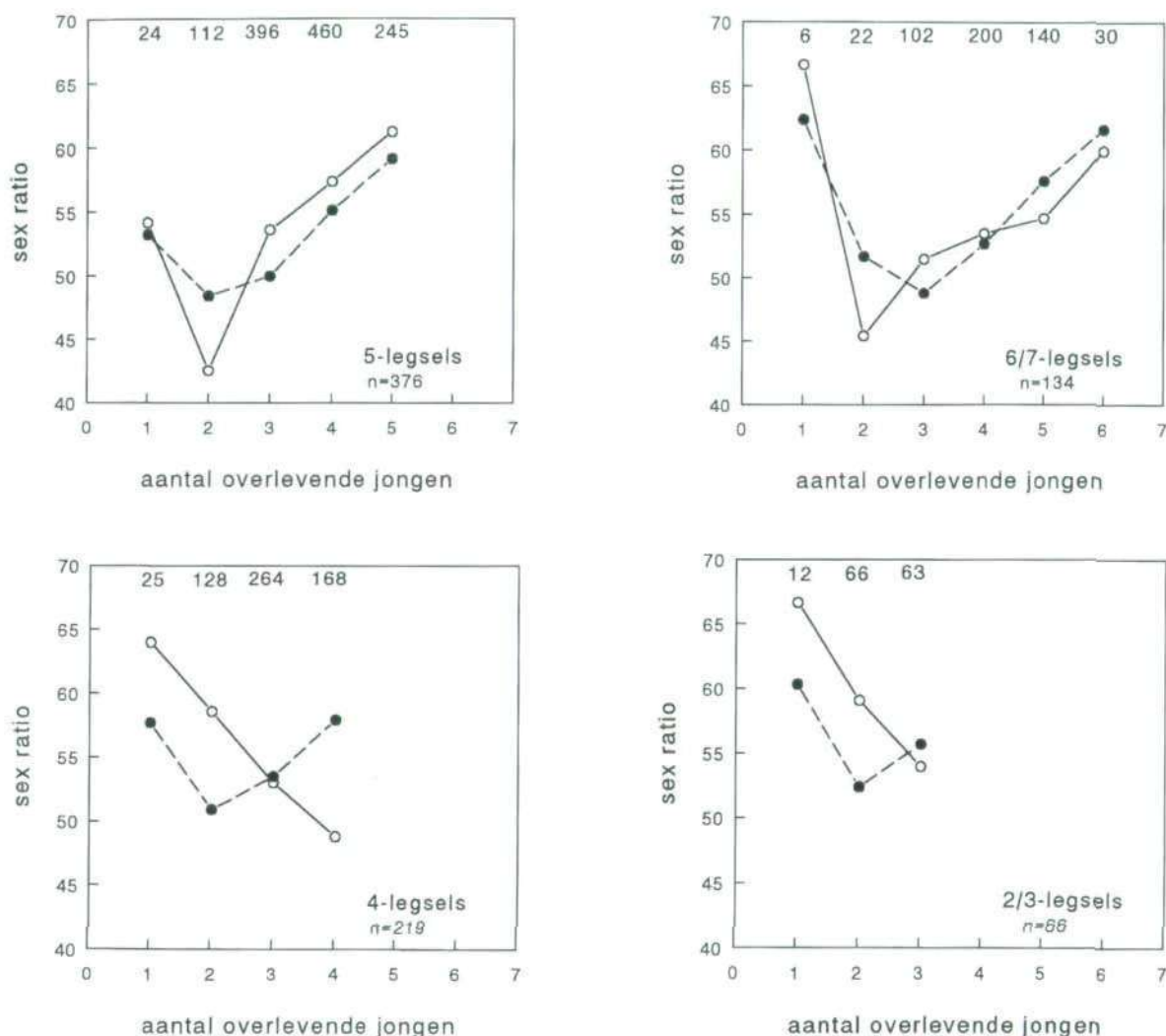
aantal jongen	nr. nesten	(sex ratio)	niet mortaliteit (opnieuw)		wel mortaliteit (opnieuw)	
			nr.nesten	(sex ratio)	nr.nesten	(sex ratio)
5	418	(50.0% primair)	49	(58.7%)	369	(48.9% voor 1 †)
4	369	(48.9% na 1 †)	118	(51.9%)	251	(47.5% voor 2 †)
3	251	(47.5% na 2 †)	138	(49.0%)	113	(45.6% voor 3 †)
2	113	(45.6% na 3 †)	57	(48.3%)	56	(42.7% voor 4 †)
1	56	(42.7% na 4 †)	24	(50.3%)	32	(37.1% voor 5 †)
0	32	(37.1% na 5 †)				

Figuur 5.13

De sex ratio (% ♂♂) van het eind van de nestjongenperiode, als functie van het aantal overlevende jongen. ○ data 1975-1994. ● simulatie uitgaande van 50% primaire sex ratio en differentiele sterfte afhankelijk van de voedselbehoefte van het broedsel (zie tekst).



Figuur 5.14
De gesimuleerde (●) en waargenomen (○) sex ratio's als functie van het aantal overlevende jongen, voor de verschillende legselgroottes.



voedseltekort (Zijlstra et al 1992), zou een ♀♀ meerderheid in de laatste eieren, en een ♂♂ meerderheid in de eerste eieren van het legsel leiden tot een toename van de sex ratio (van de overlevers) met toenemende sterfte, zoals waargenomen. Wat er in werkelijkheid plaats vindt zal pas kunnen worden opgehelderd wanneer de sexe van de pas uitgekomen jongen kan worden vastgesteld, voordat er sterfte optreedt.

Het hier toegepaste model van selectieve kans op sterfte, afhankelijk van de aan de sexe-verhouding gerelateerde voedselbehoefte van het broedsel zou ook het mechanisme kunnen zijn dat de eerder gerapporteerde seizoenstrend in sex ratio bij de Bruine Kiekendief zou kunnen verklaren. Door de reeds aangetoonde hogere mortaliteit in de late legfels (Zijlstra et.al 1992), die in dit model vooral de door ♀♀ gedomineerde nesten zou treffen, zou een toenemende seizoenstrend in sex ratio van de overlevende jongen het gevolg zijn. Hoewel dus de uitkomst van het model kwalitatief overeenkomt met de gevonden seizoenstrend in sex ratio, is een exakte berekening van de gesimuleerde sex ratios nog niet uitgevoerd.

5.5 Jaarlijkse mortaliteit

In de veertiger jaren en vooral ook na 1970 nam de Nederlandse broedpopulatie snel toe. In beide gevallen was dit grotendeels toe te schrijven aan nieuwe vestigingen van de Bruine Kiekendief in de Noordoostpolder (1943-1950), en later Zuidelijk Flevoland (1970-1980) en de Lauwersmeerpolder (1975-1985), (zie par.5.1). Van 1950 tot 1970 was er sprake van een opvallende achteruitgang zoals bij alle roofvogelsoorten in die periode. Dit was te wijten aan het gebruik van persistente pesticiden zoals DDT en Dieldrin, afname van broedbiotoop en systematische vervolging (Bijleveld 1974). Mede als gevolg van de sterke achteruitgang van veel soorten is in de loop van de zestiger jaren de jachtwetgeving in veel Westeuropese landen gewijzigd, en werd de jacht verboden. Vooral Frankrijk (jaagverbod sinds 1972) en Spanje (1965) zijn voor de Nederlandse populatie van de Bruine Kiekendief belangrijk als doortrek- en overwinteringsgebied. Sinds 1970 was er dus sprake van drie belangrijke veranderingen: het verbod op DDT, het jachtverbod en het ontstaan van nieuw biotoop in de jonge polders. In dit hoofdstuk zal worden geanalyseerd in hoeverre de fluktuaties in de broedpopulaties kunnen worden verklaard door variaties in de jaarlijkse overlevingskans van de geringde Bruine Kiekendieven.

5.5.1 Mortaliteit en leeftijdsopbouw van de populatie

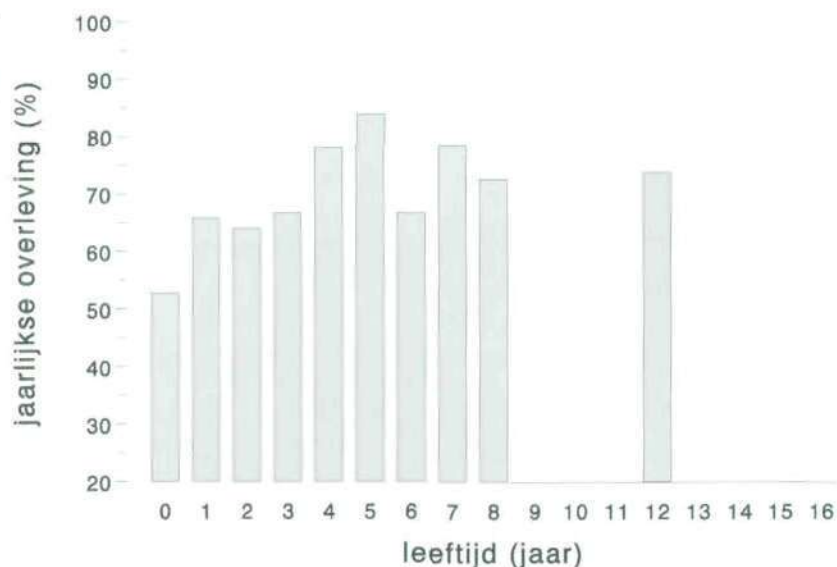
Met behulp van alle ringterugmeldingen tot oktober 1991, van in Nederland geringde Bruine Kiekendieven, werden variaties in migratie en overlevingskansen van deze soort onderzocht. In totaal waren er, vanaf 1923, 448 terugmeldingen beschikbaar. Deze terugmeldingen werden beschikbaar gesteld door de Nederlandse Ringcentrale te Heteren, en aangeleverd in EURING-formaat. De overkoepelende organisatie van Europese ringcentrales (EURING) voerde in 1979 een universele codering in betreffende alle ring- en vindgegevens van geringde vogels (Euring 1979). Op basis van deze EURING-code werd een aantal terugmeldingen uitgesloten van de analyse van migratie en overleving (zie Dijkstra & Zijlstra 1994). Voor de

Tabel 5.5
Lifetable van 216 teruggemelde Bruine Kiekendieven, in Nederland als nestjong geringd vanaf 1923 tm 1980, en dood teruggemeld voor 1 oktober 1991.

Leeftijd (grens 1-6)	dood gemeld aantal	levend (begin) aantal	leeft. opbouw %	jaarl. overl.	fractie levend (begin)
0	102	216	37.24	.528	1.00
1	39	114	19.65	.658	.528
2	27	75	12.93	.640	.347
3	16	48	8.28	.667	.222
4	7	32	5.51	.781	.148
5	4	25	4.31	.840	.116
6	7	21	3.62	.667	.097
7	3	14	2.41	.876	.065
8	3	11	1.90	.727	.051
9	2	8	1.39	} .708	.037
10	3	6	1.03		.028
11	1	3	0.52		.014
12	0	2	0.34		.009
13	0	2	0.34		.009
14	1	2	0.34		.009
15	0	1	0.17		.005
16	1	1	0.17		.005
	216	581	100.00		

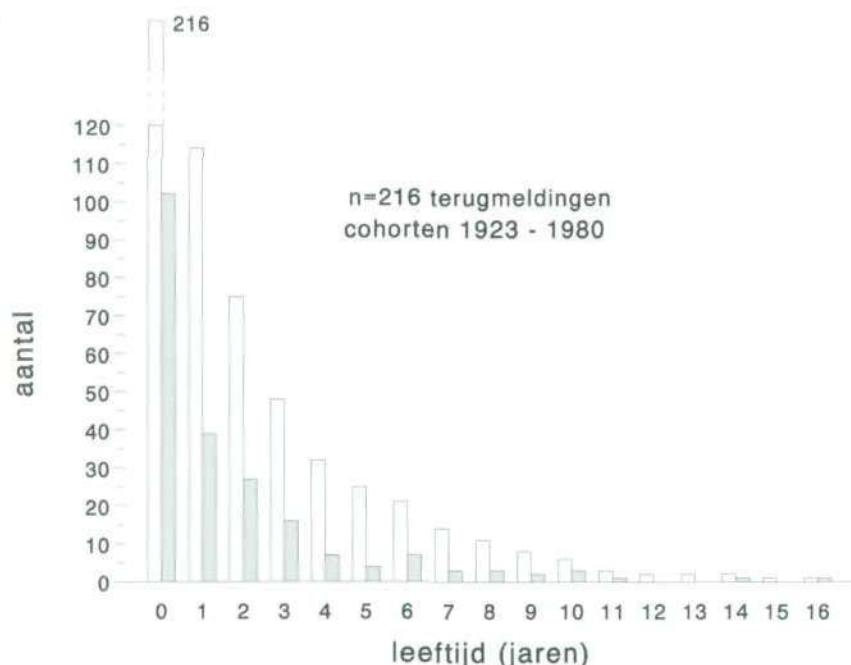
Figuur 5.15

De leeftijdsafhankelijke jaarlijkse overleving van Nederlandse Bruine Kiekendieven gebaseerd op 216 terugmeldingen van de cohorten 1923 tm 1980.



Figuur 5.16

Leeftijdsopbouw van de Bruine Kiekendiefpopulatie (open balken) op het moment dat de jongen zijn uitgevlogen (grens voor oudere vogels: 1 juni). Tevens staat het aantal doodmeldingen weergegeven voor de verschillende leeftijden (zwarte balken). Cohorten 1923 tm 1980.



analyse van de mortaliteit konden 348 terugmeldingen worden gebruikt. Om de leeftijdsopbouw en de jaarlijkse mortaliteit te berekenen werden vervolgens nog eens 132 meldingen uitgesloten afkomstig van de cohorten die na 1980 werden geboren. Van deze cohorten mag worden aangenomen dat ze deels nog in leven zijn. Hoewel in totaal 3 van de 448 gemelde kiekendieven meer dan 10 jaar oud werden, en het dus niet geheel uitgesloten is dat er nog enkele exemplaren leven van de cohorten geboren in of voor 1980, is hiervoor geen correctiefactor berekend. In totaal resteerden 216 terugmeldingen van als nestjong geringde, en later dood gemelde kiekendieven uit de cohorten 1923 tm 1980. Deze groep werd gemiddeld 754.5 dagen na het ringen doodgemeld, oftewel na 2.07 jaar ($n = 216$). Degenen die hun eerste jaar overleefden hadden vanaf dat moment een levensverwachting van gemiddeld 942 dagen, of 2.58 jaar

($n = 114$). Met behulp van de "lifetable" methode kon vervolgens de jaarlijkse overleving afhankelijk van de leeftijd worden berekend (Tabel 5.5, kolom 5 en Fig. 5.15). Vanaf leeftijd 9 is een gemiddelde overleving berekend, aangezien het aantal individuen per leeftijdscategorie zeer gering was ($n < 10$, tabel 5.5).

De jaarlijkse overleving bedroeg 52.8% (114 van de 216), voor de nuljarigen, en 65.8% (75 van de 114) voor de éénjarigen. Dit verschil bleek statistisch significant ($X^2 = 4.64$ $p < 0.05$). Van alle niet-nuljarigen overleefde 68.8% (251 van de 365) tot het volgende jaar. Ook dit bleek een significant hogere fraktie dan bij de nuljarigen ($X^2 = 14.52$, $p < 0.001$). Van de 216 als nestjonge geringde en dood teruggemelde kiekendieven werden er 102 in hun eerste levensjaar dood gemeld (op leeftijd 0, grens 1 juni). Dit betreft dus alle vogels die dood gingen in hun eerste kalenderjaar (kj) en tevens de doodmeldingen als tweede kj, voor 1 juni. Verder gingen er nog eens 39 dood in hun tweede levensjaar (op leeftijd 1; dit zijn 2kj's na 1 juni dood + 3kj's voor 1 juni dood). Van beide geslachten is succesvolle voortplanting vastgesteld vanaf hun derde kalenderjaar, dwz. leeftijd 1 (voor 1 juni), respectievelijk leeftijd 2 (na 1 juni; eigen waarneming). In totaal waren dus $102 + 39 = 141$ van de 216 vogels (65.3%) dood voordat ze zich succesvol konden voortplanten. Hierbij geldt de aanname dat, als een éénjarige vogel doodgaat in het voorjaar, voor 1 juni, (in zijn derde kalenderjaar), de kans op overleven van een eventueel broedsel nul is.

In Figuur 5.16. wordt een overzicht gegeven van de leeftijdsopbouw van de Bruine Kiekendief populatie, berekend met behulp van de lifetable (Tabel 5.5, kolom 4).

Van de populatie van 581 "individuen" waren er 251 minstens twee jaar oud: $581 - 216(\text{leeft } 0) - 114(\text{leeft } 1) = 251$. Dit aantal had dus de reproductieve leeftijd bereikt.

Om de populatie in stand te houden zou deze groep 216 uitgevlogen jongen moeten produceren (leeftijd 0, zie Tabel 5.5). Onder de aanname dat de gehele groep deelneemt aan de voortplanting zou een produktie van $216 / (250/2) = 1.73$ uitgevlogen jongen per paar hiervoor voldoende zijn.

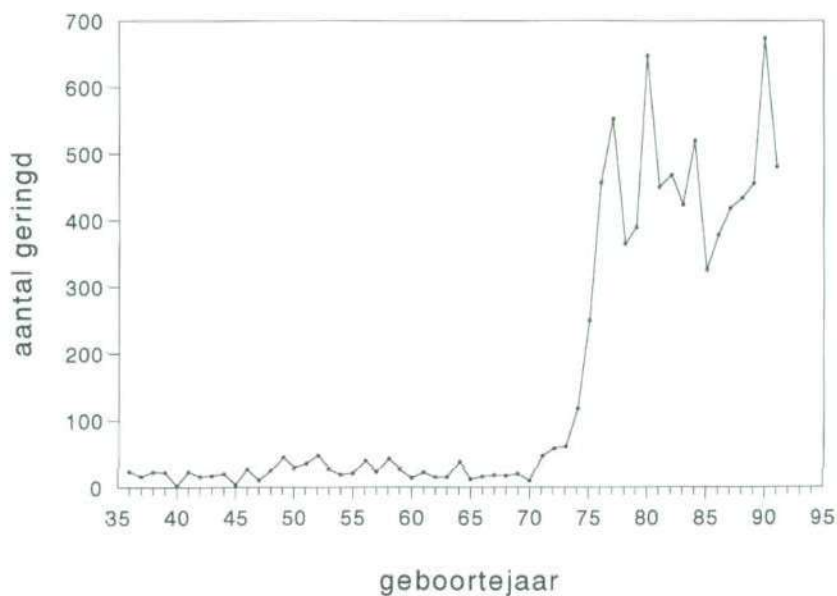
5.5.2 Variaties in mortaliteit in de loop der jaren

De aantallen geringde Bruine Kiekendieven per jaar waren via de jaarverslagen van het Vogeltrekstation vanaf 1957 beschikbaar. Ook konden de jaartotalen van voorgaande jaren, vanaf 1935, worden verkregen. Ook hiervoor werd reeds op beperkte schaal geringd, maar de jaartotalen in deze periode waren niet beschikbaar. De eerste Bruine Kiekendief die teruggemeld werd, was geringd in 1923. De ringgegevens waren in tegenstelling tot de terugmeldingen (nog) niet in het computerbestand van de Ringcentrale opgenomen.

In Figuur 5.17A wordt een overzicht gegeven van het aantal geringde nestjongen per jaar, vanaf 1935. Tot 1970 werden er jaarlijks maximaal enige tientallen Bruine Kiekendieven geringd. Daarna is er sprake van een sterke toename en vanaf de tweede helft van de zeventiger jaren schommelt het aantal geringde jongen per jaar rond de vijfhonderd. Vanaf 1975 werd een aanzienlijk deel hiervan geringd in Flevoland (totaal 2514) en in de Lauwersmeerpolder (1291 exx). Echter ook elders in Nederland werd er een toenemend aantal geringd in de laatste twintig jaar. Het aantal terug-

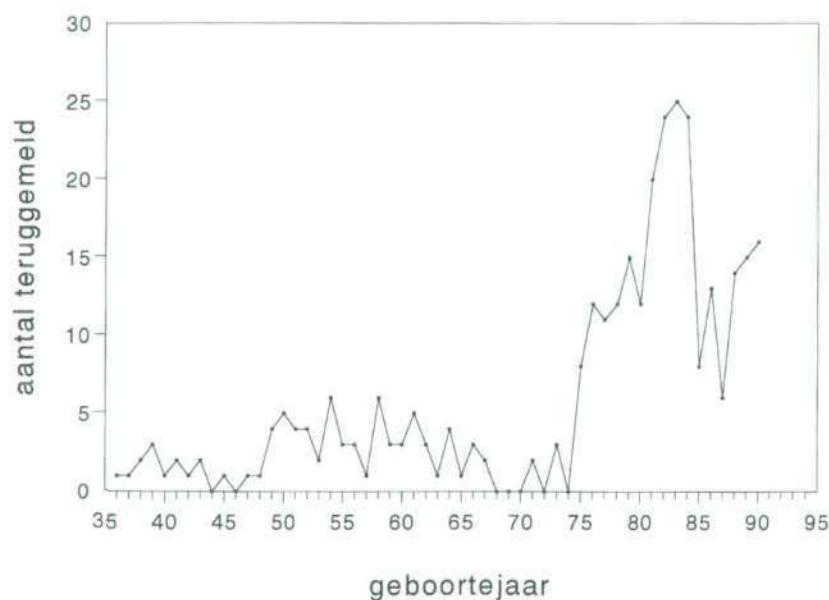
Figuur 5.17A

Het aantal geringde nestjongen van de Bruine Kiekendief in Nederland per jaar, vanaf 1935.



Figuur 5.17B

Het aantal teruggemelde individuen, afkomstig uit de verschillende cohorten.



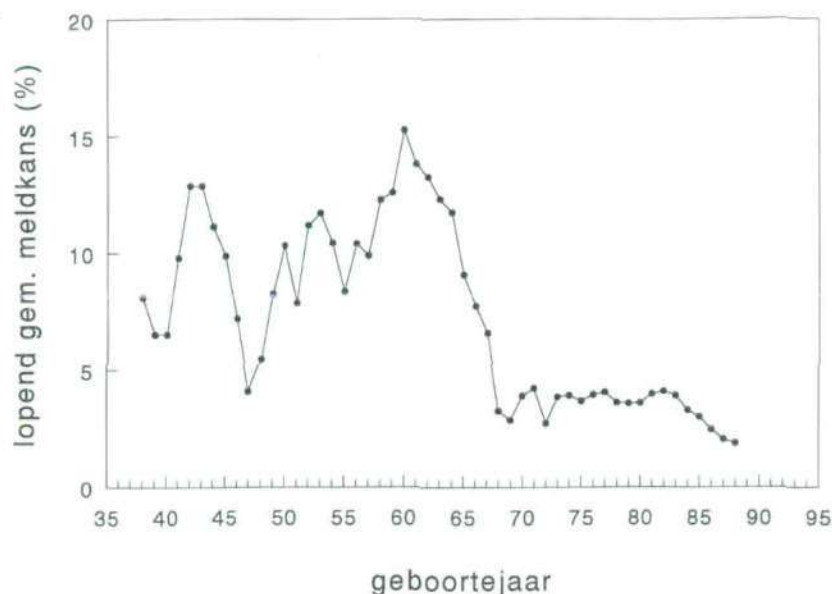
meldingen per cohort vertoont een soortgelijk beeld als de ringtotalen (Figuur 5.17B).

Tot 1975 varieerde het aantal terugmeldingen tussen nul en zeven per cohort. Van de cohorten 1982, 1983 en 1984 werden de grootste aantallen gemeld. Hierbij moet worden opgemerkt dat van de meest recente jaren nog dieren in leven zijn waarvan dus nog terugmeldingen verwacht kunnen worden.

De fraktie van het geringde aantal dat uiteindelijk teruggemeld is, op het moment dat alle dieren van het betreffende cohort dood zijn, vormt de meldkans. De oudste kiekendief die werd teruggemeld was 16 jaar oud geworden. Alle terugmeldingen tot 1 oktober 1991 werden voor de analyse gebruikt. Van kiekendieven geringd voor 1 oktober 1975 mag dus worden aangenomen dat er geen meldingen meer binnen komen, en kon de definitieve meldkans worden berekend. In Figuur 5.18 wordt een overzicht gegeven van de lange termijn veranderingen in meldkansen.

Figuur 5.18

Drie-punts lopend gemiddelde van de kans dat een geringde Bruine Kieken-dief werd teruggemeld (* 100 %), in de loop der jaren.

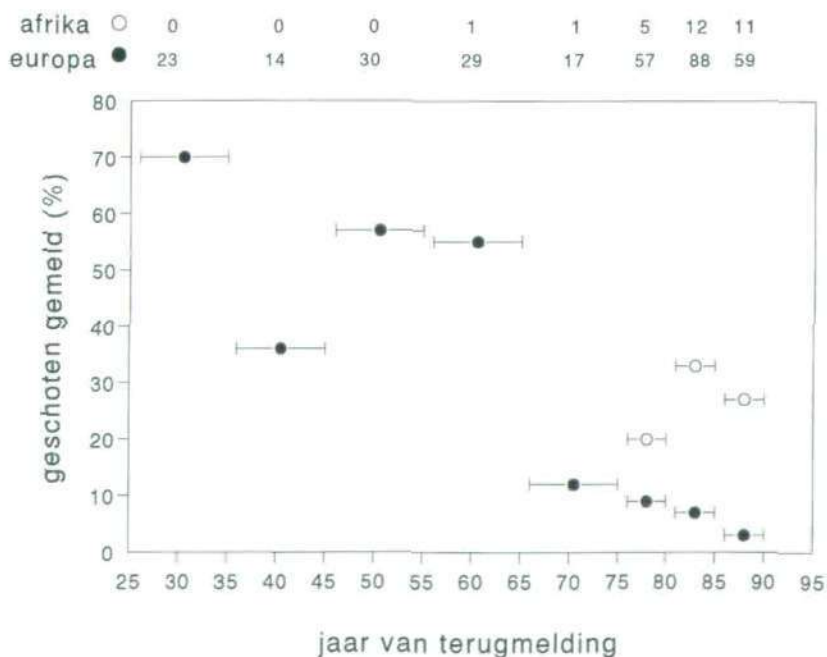


Vanwege de geringe steekproefgroottes per cohort (zie fig. 5.17B) voor 1975, is gekozen voor het 3-jaars lopend gemiddelde. Opvallend is een sterke daling van de meldkans in de loop van de zestiger jaren. Vanaf 1936 tm 1965 werden in totaal 704 jongen geringd, waarvan er 76, oftewel 10.8%, werden teruggemeld. Voor de daaropvolgende 10 cohorten (1966 tm 1975) bedroeg de meldkans slechts 4.2% (26 terugmeldingen van de 615 geringde jongen). Van de jaargangen 1976 tm 1985 werd, tot 1 oktober 1991, 3.8% teruggemeld (175 van de 4606).

Aangezien nog enkele terugmeldingen van deze cohorten kunnen worden verwacht, lijkt de conclusie gerechtvaardigd dat sinds 1966 het terugmeldingspercentage, berekend per decade, constant lijkt op een niveau van ongeveer 4%. Per cohort kunnen echter vrij sterke afwijkingen optreden.

Figuur 5.19

De fraktie van de terugmeldingen waarvan als doodsoorzaak werd opgegeven "geschoten" of "geschoten gevonden", in de loop der jaren. Apart weergegeven voor meldingen uit Europa en Afrika. Cohorten 1923 tm 1990.



De verlaging van het meldingspercentage sinds midden jaren zestig bleek sterk gecorreleerd aan een verandering in de doodsoorzaken zoals die werden doorgegeven door de vinders. De verlaging van de meldkans ging samen met een sterke reductie van de fractie kiekendieven die gemeld werd als zijnde geschoten (Figuur 5.19).

Van de cohorten geboren voor 1966 werden 55 van de 101 terugmelde vogels geschoten (54.5%). Dit percentage bedroeg slechts 9.3% (23 van de 247 meldingen) voor de cohorten vanaf 1966. Dit was ongetwijfeld een gevolg van de wettelijke bescherming die de Bruine Kiekendief sinds die tijd kreeg in West-Europa. De landen waarvandaan regelmatig Nederlandse Bruine Kiekendieven worden gemeld zijn België, waar de soort is beschermd sinds 1966, Frankrijk (sinds 1972) en Spanje (sinds 1966). Een groot deel van de terugmeldingen komt echter uit Nederland. Sinds de invoering van de Vogelwet (1936) is de soort hier wettelijk beschermd, maar tot in de vijftiger jaren werden Kiekendieven frekwent geschoten of op een andere manier gedood. Zo werden er in het broedseizoen in 1951 in de Noordoostpolder minstens 400 Bruine Kiekendieven gedood (Bakker 1954). Ook elders in Nederland werden in de vijftiger jaren kiekendieven geschoten in de broedtijd, want "er waren veel te veel" (vd Ploeg et al. 1977).

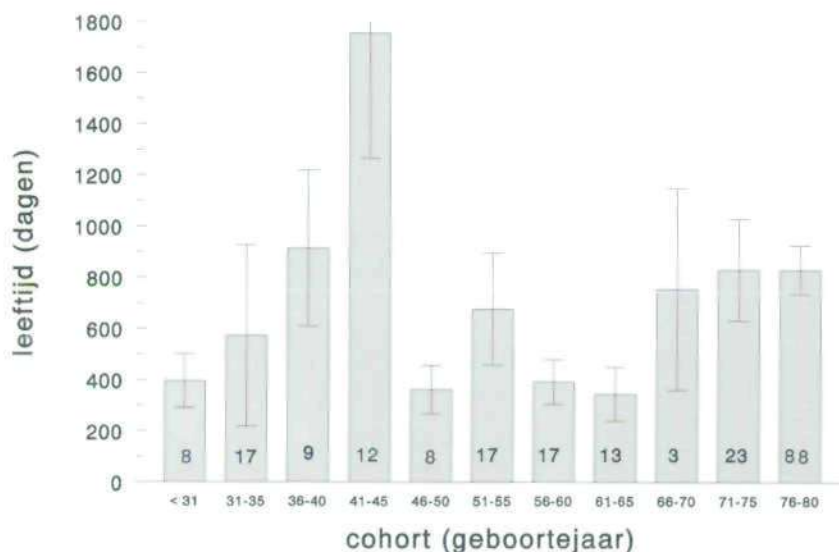
Verder bleek dat in recente jaren de fractie geschoten kiekendieven in Afrika groter was dan in Europa (Figuur 5.19). Van de 28 meldingen die sinds 1975 uit Afrika kwamen werden er 8 geschoten (28.6%). In dezelfde periode werden in Europa 12 van de 204 terugmeldingen (5.9%) geschoten. Dit verschil bleek statistisch significant ($\chi^2_1 = 16.1$, $p < 0.01$). Op basis van bovenstaande is het aannemelijk dat mortaliteit als gevolg van de jacht voor de Nederlandse Bruine Kiekendieven sinds de jaren zestig aanzienlijk is verminderd. De fractie "geschoten gemeld" is echter een te onbetrouwbare maat om het reële niveau van jachtsterfte te bepalen. Dit als gevolg van variabele meldkansen in de loop van de tijd en voor verschillende doodsoorzaken. Zo ligt het voor de hand dat een geschoten vogel een, vergeleken met andere doodsoorzaken, hoge meldkans had in de jaren dat de jacht nog legaal was en/of algemeen werd geaccepteerd, zoals voor de jaren zestig (Fig. 5.18 en 5.19). Tegenwoordig zal een jager een door hem geschoten geringde kiekendief niet als zodanig melden, immers het zou hem zijn jachttakte kunnen kosten. Samenvattend kan gesteld worden dat de verlaging van de meldkans van geringde Bruine Kiekendieven, alsmede de verlaagde fractie geschoten gemeld sinds de jaren zestig, een direct gevolg lijkt van de toen veranderde jacht-wetgeving. De interpretatie, op basis van Figuur 5.19, dat de werkelijke jachtsterfte sindsdien met $\pm 80\%$ is gereduceerd, is echter niet verantwoord (zie ook McCulloch et al 1992).

Het niveau van de gemiddelde jaarlijkse mortaliteit heeft gevolgen voor de leeftijdsopbouw van de populatie: in perioden met weinig (leeftijdsonafhankelijke) sterfte zal de populatie gemiddeld ouder zijn dan in perioden met verhoogde sterfte.

Op basis van de terugmeldingen kon de leeftijd worden berekend waarop de, als nestjong geringde, kiekendieven dood werden gemeld. In Figuur 5.20 staat de gemiddelde leeftijd weergegeven, die werd bereikt door de verschillende cohorten. Vanwege de kleine steekproeven per jaar werden 5-jaars perioden samen genomen. Opvallend is de relatief hoge leeftijd die werd bereikt door de cohorten geboren in de eerste helft van de veertiger jaren, terwijl de 20 jaar daarna, tot 1965, de gemiddelde doodmelding reeds ± 400 dagen na het ringen plaatsvond. In de zeventiger jaren vond

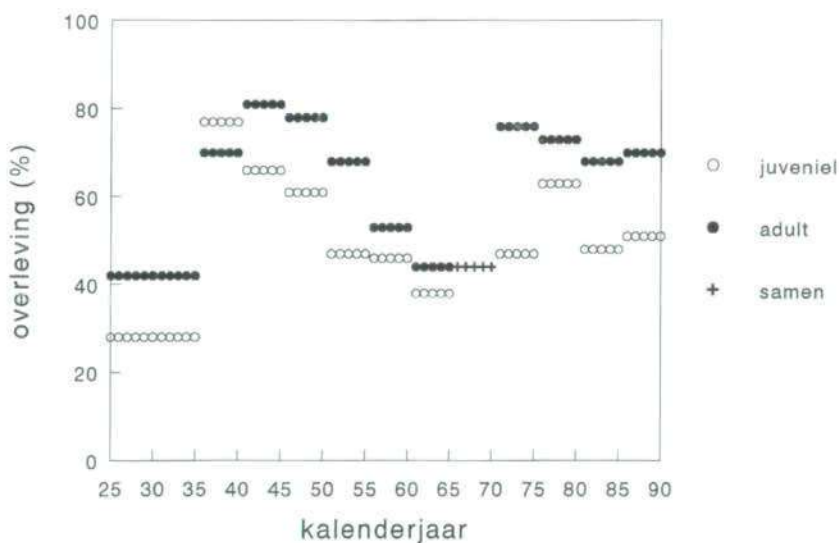
Figuur 5.20

De gemiddelde leeftijd in dagen (\pm sem) per cohort die werd bereikt door, als nestjong geringde en dood gemelde, Bruine Kiekendieven. Cohorten 1923 tm 1980, n = 216 terugmeldingen.



Figuur 5.21

De gemiddelde jaarlijkse overleving (%), vanaf 1925 tot 1990. Berekend per jaar voor alle, aan het begin van het jaar nog levende individuen (1 juni voor overjarigen, vanaf uitvliegen voor eerstejaars). Gesummeerd per 5-jaars-periode, vanwege de kleine steekproefgroottes per jaar.



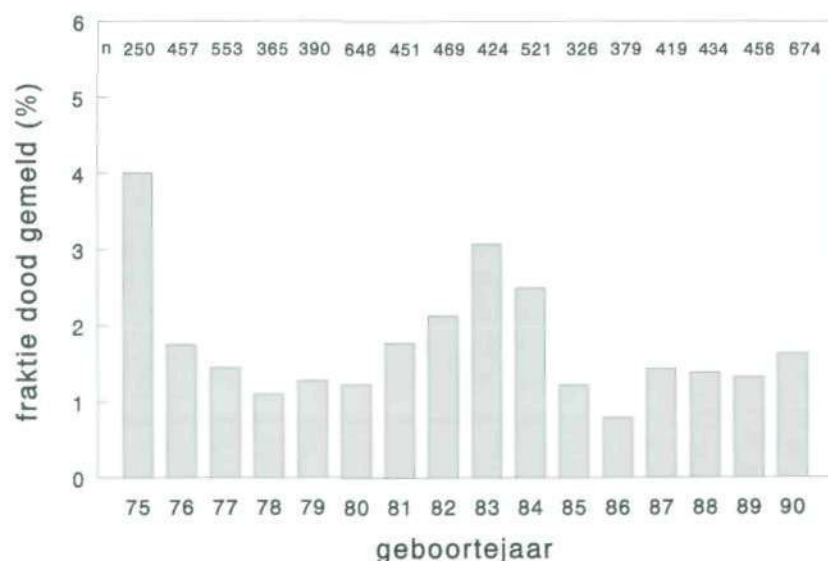
weer een toename plaats tot gemiddeld ± 800 dagen. De cohorten geboren in de jaren tachtig zijn deels nog in leven en dus incompleet. De gemiddelde jaarlijkse overleving, berekend met behulp van de lifetable leverde in grote lijnen dezelfde lange termijn veranderingen op. In Figuur 5.21 staat de gemiddelde overleving per jaar (dus niet per cohort, grensdatum 1 juni) uitgezet, zowel van juvenielen (0-jarigen) als voor oudere dieren. Voor 1975 werden de aantallen gesummeerd per 5-jaars periode, vanwege de lage aantallen. Bij de berekening is dezelfde methode gebruikt als in paragraaf 3.3, waar de leeftijds-afhankelijke overleving werd berekend, onafhankelijk van het geboortjaar of het kalenderjaar. Voor de huidige analyse werd per cohort een lifetable opgesteld, en vervolgens per kalenderjaar gerangschikt. Van de 0-jarigen werd voor ieder cohort berekend hoeveel individuen na 1 juni van het volgende jaar werden gemeld.

Dit aantal werd gedeeld door het totale aantal meldingen van het betreffende cohort en leverde de schatting voor de juveniele overleving in dat jaar. Voor de oudere dieren werd voor ieder jaar (grens 1-6) berekend

hoeveel individuen bij aanvang in leven waren. Dit betrof alle meldingen van eerder geboren cohorten die na het begin van het betreffende jaar werden doodgemeld. Degenen die na afloop van het betreffende jaar nog leefden gedeeld door het aanvangstotaal leverde de schatting voor de overlevende fractie overjarige vogels. Voor de cohorten geboren na 1975 (incompleet) moest echter eerst een schatting worden gemaakt van het totale aantal terugmeldingen dat kon worden verwacht: Op basis van de complete cohorten werd berekend welke fractie na x jaar nog in leven was ($x = 1, 2, 16$ jaar, tabel 6, kolom F). Bijvoorbeeld van cohort 1985 kwamen in de eerste zes jaar (tot 1 juni 1991) acht terugmeldingen binnen. Na 6 jaar was gemiddeld nog 9.7% in leven (tabel 6, kolom F), en was dus 90.3% van de terugmeldingen binnen. De verwachting van het uiteindelijke aantal terugmeldingen van cohort 1985 was dus: $8 / .903 = 8.86$. Op deze manier kon ook voor de meest recente jaren een indruk worden verkregen van de jaarlijkse overleving. Opvallend was dat de adulte overleving gedurende bijna de gehele periode van 65 jaar aanmerkelijk hoger was dan voor de 0-jarigen (Figuur 5.21). Gedurende de periode voor 1935 was er sprake van een zeer laag overlevingspercentage. De jaarlijkse overleving verdubbelde echter in de tweede helft van de jaren dertig, en bleef hoog tot 1950. In de jaren vijftig was er sprake van een afname, tot opnieuw een dieptepunt werd bereikt van ongeveer 40% overleving in de zestiger jaren. Daarna verbeterde de situatie plotseling en de adulte overleving varieerde sinds 1970 rond de 75%. De juveniele overleving vertoonde de laatste vijftien jaar echter een afnemende trend. In de jaren 82 tm 84 was sprake van relatief lage overleving bij beide leeftijdsgroepen. Hierbij moet echter worden opgemerkt dat de schattingen in de loop van de jaren tachtig steeds onnauwkeuriger worden, aangezien het berekende percentage in toenemende mate werd bepaald door de cohorten waarvan slechts weinig terugmeldings-jaren beschikbaar waren.

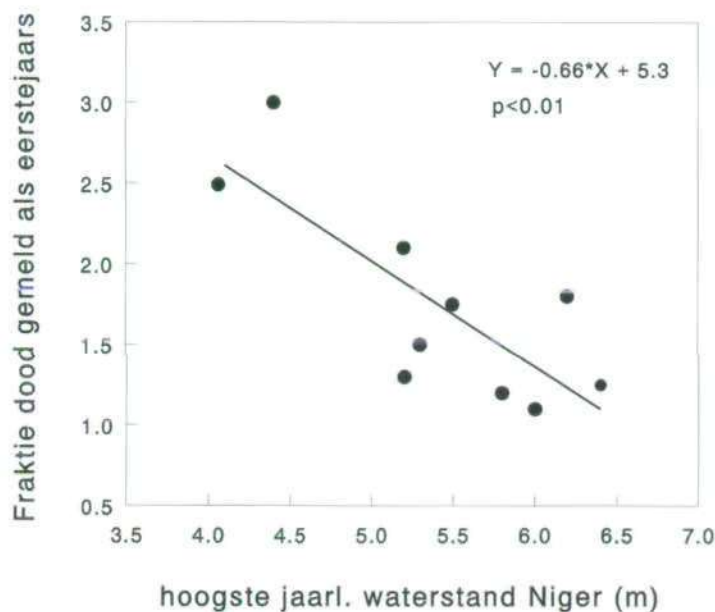
Een alternatieve methode om variaties in mortaliteit tussen jaren te schatten is het aantal terugmeldingen per tijdseenheid uit te drukken als fractie van het aantal geringde individuen. Hierbij geldt als aanname dat de meldkans constant is. Er zijn geen aanwijzingen dat de meldkans van Bruine Kiekendieven sinds de jaren zestig systematisch verandert (zie Fig. 10), hoewel fluktuaties van jaar tot jaar voorkomen. Aangezien vanaf

Figuur 5.22
Het percentage van de jaarlijks geringde jongen dat in het eerste levensjaar werd doodgemeld.



Figuur 5.23

Eerstejaars mortaliteits-index (percentage van het aantal geringd) als functie van de hoogste jaarlijkse waterstand van de Niger. Cohorten 1976 tm 1985.



cohort 1976 zowel het aantal geringde als het aantal teruggemelde individuen sterk is toegenomen (zie Fig. 9) kon vanaf dat jaar een mortaliteits-index per cohort worden berekend. Door de analyse te beperken tot de 0-jarigen (eerstejaars) konden de cohorten tm 1990 in de berekening worden betrokken, zonder aannames te hoeven maken over het aantal nog te verwachten meldingen. Figuur 5.22. geeft een overzicht van het percentage van het aantal geringde nestjongen, dat in het eerste levensjaar werd dood gemeld. Deze mortaliteit-index varieerde van 0.8% tot 3.2%, waarbij opnieuw bleek dat vooral de cohorten '82 tm '84 relatief slecht overleefden in hun eerste levensjaar.

De Nederlandse Bruine Kiekendieven overwinteren o.a. ten zuiden van de Sahara in Afrika (zie par.5.6), en voor een aantal andere palearctische wetland-soorten, met name reigerachtigen, werd een negatieve correlatie aangetoond tussen de jaarlijkse mortaliteit en de hoeveelheid neerslag in het overwinteringsgebied (Cavé 1986, Hafner et al 1987). Voor de eerstejaars Bruine Kiekendieven bleek de jaarlijkse mortaliteit-index eveneens negatief gecorreleerd met de maximale jaarlijkse waterstand van de Niger ($p < 0.01$, $n = 10$ jaar), in de jaren 1976 tm 1985 (Figuur 5.23). De waterstanden werden ontleend aan Altenburg et al (1986). Hoewel gegevens over prooiaanbod in relatie tot neerslag hoeveelheden NW-Afrika in dit stadium ontbraken, ligt het voor de hand dat de voedselsituatie (o.a. overwinterende steltlopers) beter is in jaren waarin veel regen is gevallen.

5.5.3 Effecten van de polders op de jaarlijkse overleving

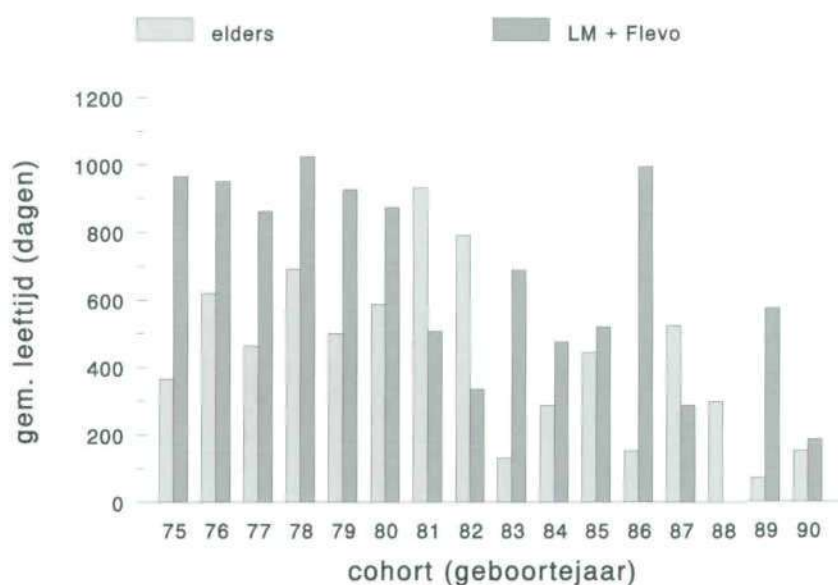
Zuidelijk Flevoland en de Lauwersmeerpolder werden drooggelegd in 1968, resp. 1969, op een moment dat de Nederlandse broedpopulatie van de Bruine Kiekendief nog naar schatting 100-150 broedparen omvatte. Vooral in Zuidelijk Flevoland groeide de populatie snel tot een maximum van 300-350 paar werd bereikt in de tweede helft van de zeventiger jaren. Na 1980 vond een afname plaats, o.a. door ontginning, en vanaf 1985 was het aantal broedparen hier vrij stabiel rond de honderd paar (par. 5.1). In de Lauwersmeerpolder vond een soortgelijke ontwikkeling plaats, zij het

enige jaren later en in kleinere aantallen als gevolg van de geringere omvang van de polder. Sinds 1970 is in de rest van Nederland het aantal broedparen van de Bruine Kiekendief ook toegenomen, en in veel publikaties werd dit toegeschreven aan het zogenaamde "Flevoland effect" (Schipper 1979, Sovon 1987). Er werd verondersteld dat er uitstraling plaats vond vanuit de jonge polders naar andere gebieden. Dit kan echter alleen het geval (geweest) zijn, als de overleving en/of de reproductie per paar in de polders hoger is dan elders. In dit hoofdstuk zal worden geanalyseerd in hoeverre er sprake is van verschillen in overleving tussen de polderpopulatie en de rest van Nederland.

Sinds 1975 zijn in de polders relatief grote aantallen nestjongen van de Bruine Kiekendief geringd, en vanaf dat jaar was het mogelijk de overlevingskansen te vergelijken met andere broedgebieden in Nederland. In Figuur 5.24 is de gemiddelde leeftijd (in dagen) uitgezet, voor nestjongen, geboren in de polders en daarbuiten. Hierbij moet worden opgemerkt dat met elk volgend geboortjaar de onderschatting van de werkelijke gemid-

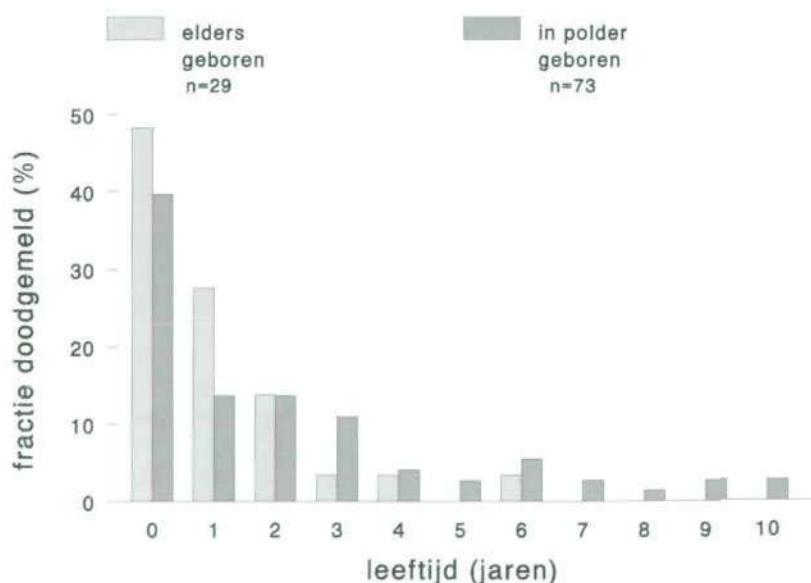
Figuur 5.24

De gemiddelde leeftijd in dagen die werd bereikt door als nestjong geringde Bruine Kiekendieven, geboren in Zuidelijk Flevoland / Lauwersmeer of elders in Nederland. Cohorten 1975 tm 1990.



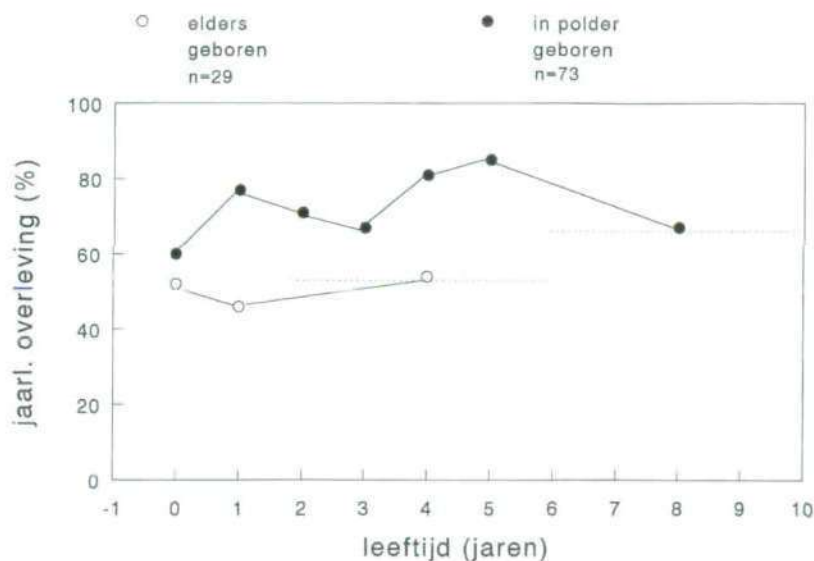
Figuur 5.25

De fractie doodgemeld per leeftijd als percentage van het totaal aan meldingen. In de polders (Lauwersmeer en Z. Flevoland) of elders in Nederland geringde kiekendieven. Cohorten 1975 tm 1980.



Figuur 5.26

Leeftijdsafhankelijke jaarlijkse overleving (%) voor in de polders geringde en elders kiekendieven. Cohorten 1975 tm 1980.



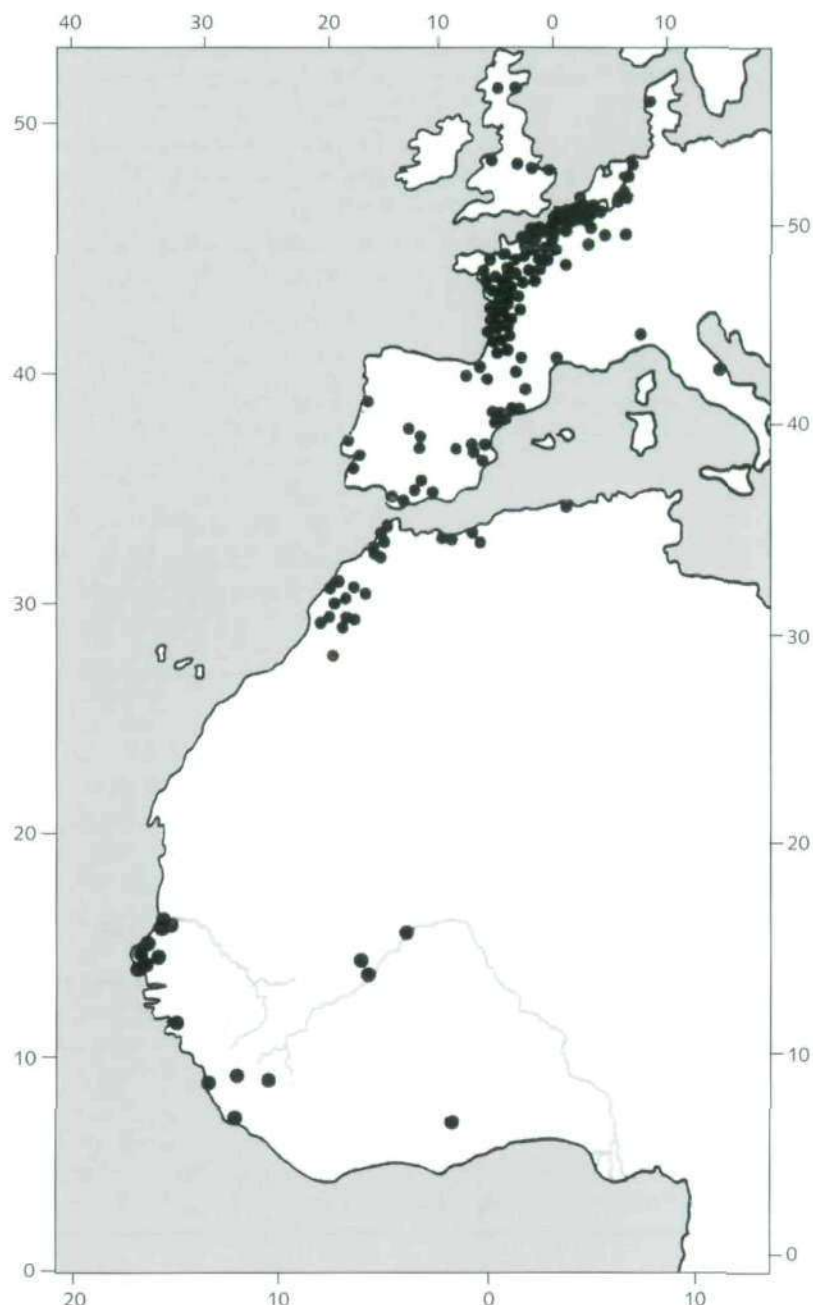
delde leeftijd toeneemt als gevolg van het feit dat een steeds kleiner aantal terugmeldingsjaren beschikbaar waren. Dit geldt echter voor beide groepen, en een onderlinge vergelijking per cohort is dan ook correct.

In twaalf van de zestien jaar bereikten de poldervogels gemiddeld een hogere leeftijd dan de anderen. In drie gevallen was dit andersom (cohort 81, 82 en 87), en in één jaar (1988) was vergelijking niet mogelijk door het ontbreken van terugmeldingen van in de polders geboren vogels. Toetsing van eventuele verschillen in bereikte leeftijden in beide groepen voor alle jaren samen was niet mogelijk, vanwege het feit dat de jongere cohorten deels nog leven en door verandering in de relatieve frekwentie van terugmeldingen uit beide groepen in de loop der jaren. Daarom werd gekozen voor een gepaarde vergelijking (per jaar) van de gemiddelde leeftijd in beide groepen en hieruit bleek dat de jongen, geboren in de polders een significant hogere leeftijd bereikten dan de anderen (Wilcoxon signed rank, $n = 15$, $p < 0.05$). Voor de cohorten 1975 tm 1980 waren in 1991 respectievelijk 16, 15, 14, 13, 12 en 11 terugmeldingsjaren verstreken en aangenomen mag worden dat de lifetable voor deze cohorten (nagenoeg) compleet is, aangezien er van de 216 terugmeldingen slechts 2 ouder werden dan 11 jaar (zie tabel 5.5). De leeftijdsverdeling van de terugmeldingen uit deze cohorten staat weergegeven in Figuur 5.25, zowel voor jongen die binnen de polders werden geringd, als daarbuiten. Geen van de vogels werd ouder dan 10 jaar, en alleen een aantal van de groep die in de polders was geboren bereikte leeftijden van 7 tm 10 jaar. In de leeftijdsklassen 0 en 1 werden relatief veel individuen doodgemeld, die buiten de polders waren geboren. Van de poldervogels werd een significant hogere fraktie gemeld nadat de reproductieve leeftijd was behaald ($X^2 = 4.86$, $p < 0.05$). Ook de leeftijdsafhankelijke overleving, berekend met de lifetable, was aanzienlijk hoger voor de in de polder geboren groep (Fig. 5.26).

Veranderingen in omvang van de broedpopulatie (par. 5.1) kunnen worden veroorzaakt door variaties in mortaliteit (zie boven) en/of reproductie (par. 5.3), terwijl ook immigratie en emigratie (par. 5.7) een rol kunnen spelen. In dit hoofdstuk werd met behulp van de ringterugmeldingen aangetoond dat de fluktuaties in de broedpopulatie samengingen met grote

Figuur 5.27

Vindplaatsen van, in Nederland als nestjong geringde, Bruine Kiekendieven. Alleen meldingen buiten Nederland zijn weergegeven ($n = 171$). Zowel vangsten van levende individuen als doodvondsten.



verschillen in jaarlijkse overleving. Zo was de overleving hoog in de veertiger jaren en na 1970. In deze perioden was er sprake van veel nieuw broed- en jaagbiotoop en een gereduceerde jachtsterfte. De jaarlijkse overleving zeer laag voor 1935 en in de zestiger jaren, waarschijnlijk als gevolg van grootschalige ontginningen van wetlandbiotoop (voor 1935, zie Zijlstra & Hustings 1992) en het gebruik van persistente pesticiden (jaren vijftig/zestig), alsmede een relatief hoge jaagdruk (Bijleveld 1974). Verder werd aangetoond dat de Bruine Kiekendieven die in de polders waren geboren een aanzienlijk hogere jaarlijkse overleving hadden dan degenen die elders in Nederland waren geringd. Ook bereikte een grotere fraktie van de "poldervogels" de reproductieve leeftijd. Dit ondanks het feit dat de soort een groot deel van het jaar elders in Europa of in Afrika verblijft, en terugkeer naar de geboorteplaats pas in sterke mate optreedt

als de reproductieve leeftijd is bereikt. Het ligt echter voor de hand dat, zeker in de eerste tien jaar na het ontstaan van de polders toen de lokale populatie nog in een stadium van exponentiële groei verkeerde, de subadulte, niet territoriale vogels een verhoogde kans hadden om in het geboortegebied te overzomeren omdat het gebied nog niet "vol" was en er bovendien sprake was van een hoog voedselaanbod (zie par.5.7).

5.6 Migratie

In Figuur 5.27 wordt een overzicht gegeven van de verspreiding van alle terugmeldingen van de als nestjong in Nederland geringde Bruine Kiekendieven, waarvan de afstand tussen ringplaats en vindplaats bekend was ($n = 410$ terugmeldingen).

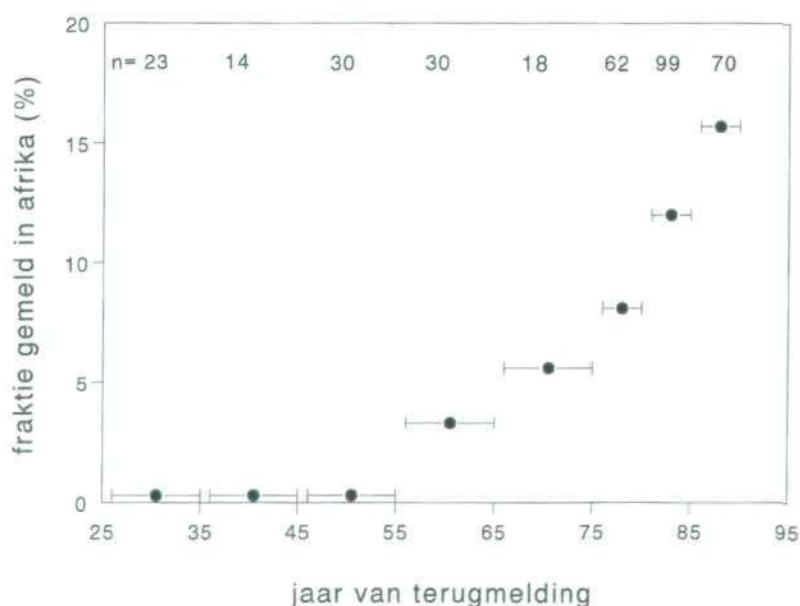
De meeste individuen werden in Nederland teruggemeld ($n = 239$, 58.3%). Verder werden relatief veel vogels gemeld uit België ($n = 18$, 4.4%), Frankrijk ($n = 69$, 16.8%), Spanje ($n = 24$, 5.9%) en Marokko / Algerije ($n = 22$, 5.3%). In totaal 17 meldingen (4.0%) kwamen uit landen ten Zuiden van de Sahara. Opvallend is dat er nauwelijks meldingen zijn uit Duitsland ($n = 7$) en Denemarken (1) en geheel ontbreken in Scandinavië. De trek van de Bruine Kiekendief vindt kennelijk plaats in een vrij smalle baan langs de Belgische en Franse kust, terwijl de meldingen op het Iberisch schiereiland meer verspreid waren. In Noord-Afrika waren de meldingen geconcentreerd in een strook van ± 300 km langs de Atlantische kust, hoewel er ook enkele individuen werden aangetroffen in de binnendelta van de Niger, in Mali (Fig. 5.27).

5.6.1 Ruimtelijke verspreiding in de loop der jaren

Uit de analyse van Perdeck en Speek (1965), waarin de meldingen tot 1963 waren verwerkt, bleek dat bijna alle geringde Bruine Kiekendieven werden teruggemeld binnen Europa, vooral uit Frankrijk en Spanje. In de jaren daarna was de fraktie meldingen uit Afrika echter significant hoger ($X^2_1 = 9.37$, $p < 0.01$). Vanaf de zestiger jaren was er sprake van een

Figuur 5.28

Het percentage van de terugmeldingen van in Nederland als nestjong geringde en in Afrika doodgevonden Bruine Kiekendieven, in de loop van de twintigste eeuw. Cohorten 1923-1994.



stage toename van de fraktie meldingen vanuit Afrika, tot 16% in de periode 1985-1990 (Figuur 5.28).

Deze verandering in de tijd is ook vastgesteld voor de grutto, eveneens een soort van wetland habitat (Beintema & Drost 1986). Aan dit resultaat kunnen verschillende oorzaken ten grondslag liggen. Ten eerste is het mogelijk dat er een verschuiving in overwinterings-gebieden is opgetreden. Een tweede verklaring kan zijn dat de verhouding van de terugmeldkansen van dode, geringde kiekendieven in Europa, ten opzichte van in Afrika overleden exemplaren kleiner is geworden. Ten derde kan het zijn dat de relatieve sterftetekans in Europa ten opzichte van Afrika lager is geworden in recente jaren.

Voor de laatste twee hypothesen werd ondersteuning gevonden: Door de veranderde jachtwetgeving in Europa in de zestiger jaren (Bijleveld 1974) is de jachtsterfte ter plaatse sindsdien verlaagd, met als gevolg een verandering in mortaliteitsfactoren en bovendien een verlaging van de gemiddelde meldkans (zie par. 5.5). Verder is het aannemelijk dat in Afrika de jachtsterfte is toegenomen en mede als gevolg hiervan ook de meldkans ter plaatse. Immers in een situatie waarin de jacht is gelegaliseerd heeft deze mortaliteitsfactor een relatief hoge meldkans. Verder is het waarschijnlijk dat de meldkans in Afrika recentelijk groter is geworden als gevolg van de toenemende civilisatie.

5.6.2 Ruimtelijke verspreiding binnen het jaar per leeftijdsklasse

Van de basisselektie (n = 348 meldingen, zie Dijkstra & Zijlstra 1994) werden de meldingen uit de winterperiode gebruikt om na te gaan in hoeverre de overwinteringsgebieden van de juveniele en adulte kiekendieven verschilden (Tabel 5.6). Een aanzienlijke fraktie van zowel de juveniele als de adulte vogels werd gemeld binnen een straal van 500 km van de ringplaats. Van het deel van de populatie dat verder trok dan 500 km werden adulten significant vaker uit Afrika (> 2000 km) gemeld dan de eerstejaars ($X^2 = 4.82$, $p < 0.05$). Dit was ook het geval wanneer alle meldingen van oktober tm maart werden beschouwd ($X^2 = 4.6$, $p < 0.05$). De gemiddelde afstand tot de ringplaats voor de beide leeftijdsgroepen verschilde echter niet significant in de winterperiode (MW-U test, N.S., zie ook Fig. 5.29).

De leeftijdsgroepen gedroegen zich echter wel verschillend in de zomerperiode (Fig. 5.29): de individuen die in hun derde of latere zomer werden gemeld bevonden zich gemiddeld op slechts 54 km afstand van hun geboorteplaats (n = 27), terwijl de eerstejaars (n = 33) zich op gemiddeld 600 km afstand bevonden (MW-U test, $p < 0.001$). In dit jaargetijde was er sprake van een sterk negatief verband tussen leeftijdscategorie en de afstand tot de ringplaats (na log transformatie: lin.regr. $T = 2.88$, n = 76,

Tabel 5.6

Het percentage (aantal) terugmeldingen van eerstejaars resp. oudere kiekendieven uit de winterperiode, gevonden op verschillende afstanden van de ringplaats.

Basisselektie: 55 meldingen uit november-februari; 112 meldingen uit oktober-maart.

afstand tot ringplaats	meldingen nov tm febr		meldingen okt tm mrt	
	eerste winter	latere winters	eerste winter	laterelatere winters
0 - 500 km	37 (11)	72 (18)	42 (24)	54 (30)
501-2000 km	53 (16)	8 (2)	47 (27)	24 (13)
2000 km	10 (3)	20 (5)	11 (6)	22 (12)

.....
Een uitgevlogen jong van de Bruine Kiekendief: De cremekleurige kop verbleekt in de loop van de eerste winter tot bijna wit in het volgende voorjaar. Overigens hebben niet alle juvenielen deze opvallende koptekening. (copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter).



$p < 0.001$). Ook zijn er aanwijzingen dat de oudere vogels in de herfst eerder in de overwinteringsgebieden aankomen en in het voorjaar eerder terugkeren (Figuur 5.29).

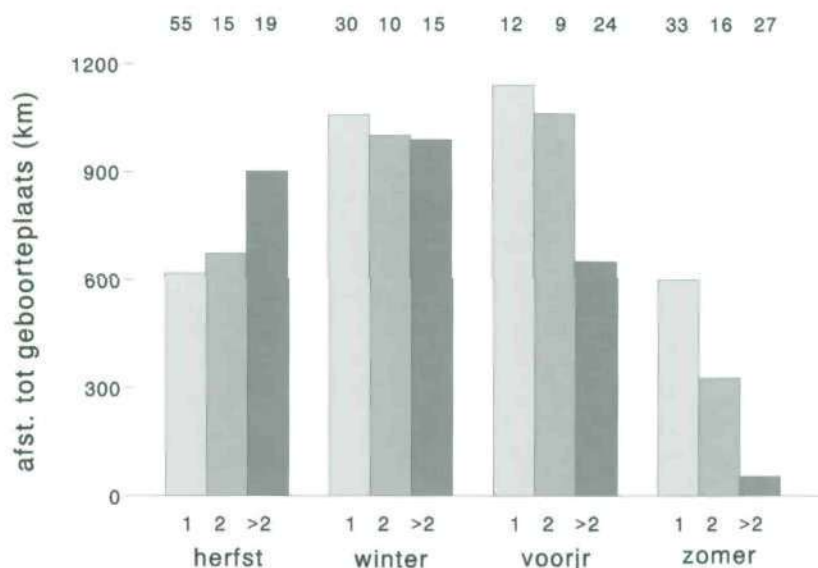
Het is waarschijnlijk dat dit verband houdt met de voortplanting. Eénjarige vogels broeden nog niet en, althans voor ♂♂, is dit ook bij tweejarigen (3 kj) geen regel (par.5.7). De resultaten van de met vleugelmerken uitgeruste jongen wijzen erop dat slechts enkele exemplaren in hun eerste zomer in het geboortegebied terugkeren. Ze bezetten geen territorium en worden slechts een enkele keer waargenomen, wat erop wijst dat ze over een groot gebied rondzwerven. Als de reproductieve leeftijd is bereikt vestigen ze zich gemiddeld dichtbij de geboorteplaats.

5.6.3 Sexe en ruimtelijke verspreiding

Van de 348 terugmeldingen was van slechts 118 individuen het geslacht bekend. De teruggemelde ♂♂ bevonden zich gemiddeld op 407 km afstand van de ringplaats ($n = 63$), terwijl de ♀♀ gemiddeld twee keer zo ver, op 981 km afstand werden gemeld ($n = 55$). Dit hoog significante verschil (MW-U test, $p < 0.001$) betrof alle meldingen gedurende het hele jaar. Eenzelfde resultaat werd gevonden wanneer alleen de meldingen buiten het broedseizoen (sept-april) werden beschouwd ($p < 0.005$). In de

Figuur 5.29

De gemiddelde afstand tot de geboorteplaats waarop de gemelde kiekendieven werden gevonden, voor verschillende leeftijdsgroepen (eerstejaars, tweedejaars en oudere vogels, leeftijdsgrens = 1 september). Meldingen per seizoen: herfst = sept en okt; winter = nov tm febr; voorjaar = mrt en april; zomer = mei tm aug. Basisselectie; de meldingen van de pas uitgevlogen jongen (vanaf uitvliegen tot 1 september) zijn buiten beschouwing gelaten.



broedperiode (mei-aug) kon geen significant verschil tussen de sexen worden aangetoond (Dijkstra & Zijlstra 1994).

Verschillend trekgedrag van beide geslachten werd bij roofvogels eerder vastgesteld bij de Blauwe Kiekendief (Watson 1977) en de Torenvalk (Village 1990), hoewel deze soorten in NW-Europa veel minder uitgesproken trekvogel zijn dan de Bruine Kiekendief. Verder lijken de beide sexen van de Bruine Kiekendief een verschillende biotoopvoorkeur te vertonen. De ♀♀ jagen vaker in typisch wetland biotoop, terwijl uitgekleurde ♂♂ ook in drogere biotopen vaak worden gezien, en kennelijk een iets andere oecologische niche bezetten. De rivierdelta's en andere wetlands in Zuidwest Europa blijven 's winters bevolkt door de lokale populaties van de Bruine Kiekendief. Mogelijk zijn de ♀♀, vanwege hun voorkeur voor dit wetlandbiotoop, in meerdere mate dan de ♂♂, gedwongen om verder te trekken naar de delta's en rijstvelden in West-Afrika waar geen lokale broedpopulatie aanwezig is.

In een model waarin zowel het seizoen, de leeftijd en het geslacht als onafhankelijke variabelen werden opgenomen bleken alleen het seizoen ('s winters verder weg dan 's zomers) en het geslacht (♀♀ verder weg dan ♂♂) significant bij te dragen aan de verklaarde variantie in de afstand tot de geboorteplaats (Dijkstra & Zijlstra 1994). De leeftijd had alleen een significant effect in het broedseizoen (adulte dieren dichterbij dan eerstejaars).

5.7 Populatie dynamiek

5.7.1 Leeftijdsamenstelling van de broedpopulatie

Een belangrijke determinant van het reproductie potentieel van een soort of populatie vormt de leeftijd waarop met de voortplanting wordt begonnen (de reproductieve leeftijd). Aangezien bij de Bruine Kiekendief de leeftijd van de ♀♀ niet, en van de ♂♂ slechts in beperkte mate, is vast te stellen aan de hand van het verenkleed, werden vanaf 1990 de nestjongen individueel gemerkt met behulp van vleugelmerken. Ook in 1987 en 1988 werden reeds enkele tientallen nestjongen op proef met vleugelmerken uitgerust. In de volgende broedseizoenen werden de teruggekeerde individuen afgelezen met behulp van een telescoop en bovendien werd

Tabel 5.7

Percentage broedende ♂♂ en ♀♀ per leeftijdsklasse (n) van de als nestjong met vleugelmerken uitgeruste kiekendieven (A). Idem, inclusief individuen waarvan de leeftijd exact bekend was doordat ze als nestjong werden geringsd en in een volgend jaar werden gevangen (B).

kalender jaar	A nestj. vleugelmerken % broedend (n)		B alle bekende leeft. % broedend (n)	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
2	0 (12)	0 (15)	0 (13)	0 (16)
3	14 (14)	75 (8)	25 (20)	78 (9)
4	83 (6)	100 (3)	83 (13)	100 (3)
5	100 (1)	100 (1)	100 (7)	100 (2)
6	100 (1)	100 (1)	100 (6)	100 (1)
7	100 (1)	100 (1)	100 (3)	100 (1)
8	100 (1)		100 (3)	
9			100 (1)	

vastgesteld of het broedvogels, dan wel overzomeraars betrof. Tot en met 1994 werden in totaal 53 individuen (28 ♂♂ en 25 ♀♀), die als nestjong waren gemerkt, na één of meerdere jaren in de polders teruggezien. In Tabel 5.7 is het percentage broedvogels vermeld voor de verschillende leeftijden en de beide geslachten. Hierbij moet worden opgemerkt dat 6 ♂♂ en 3 ♀♀ in twee of meer jaren werden afgelezen. Geen van beide geslachten werd als 2 kj (kalenderjaar), dus als eerstejaars, broedend aangetroffen. Van één 2 kj ♀ werd vastgesteld dat ze gepaard was maar er werden geen eieren geproduceerd. Alle andere 2 kj's waren ongepaard en niet territoriaal. Ongeveer driekwart van de 3 kj ♀♀ was broedvogel, evenals alle 4kj en oudere ♀♀ die werden geïdentificeerd. De ♂♂ begonnen op latere leeftijd aan de voortplanting: 15-25% van de 3 kj's was broedvogel. Voor de 4 kj's was dit 83%, en alle 5kj en oudere ♂♂ deden mee aan de reproductie (Tabel 5.7).

Een uitgekleurd mannetje van de Bruine Kiekendief, vliegend met een stengel Fluïtekruïd, gebruikt als nest-materiaal. (copyright foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter).

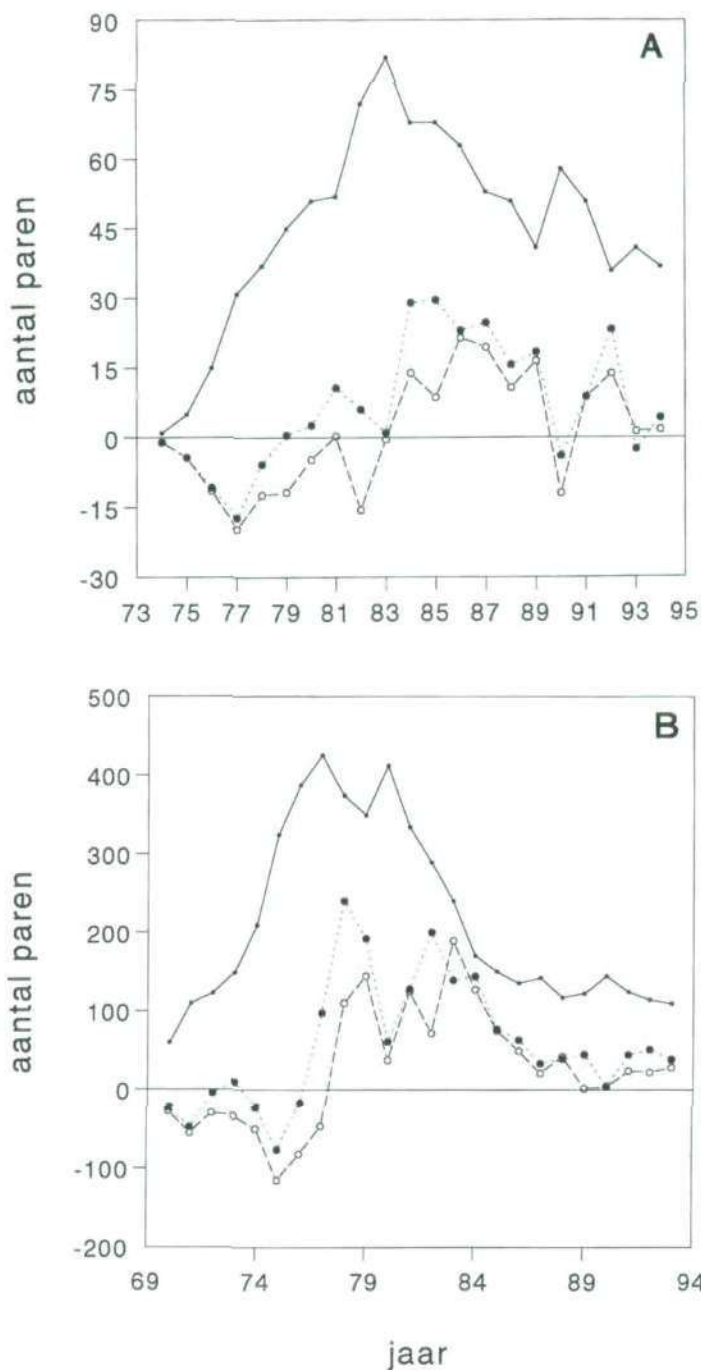


Figuur 5.30

Populatie-dynamiek in de Lauwersmeer (A) en Flevoland (B) in de loop der jaren.

- = omvang van de broedpopulatie.
- = netto flux van potentiële broedparen als de reproductieve leeftijd = derde kalenderjaar
- = netto flux van potentiële broedparen als de reproductieve leeftijd = vierde kalenderjaar

Als flux < 0 : immigratie. Flux > 0 : emigratie



5.7.2 Variaties in populatiegrootte in relatie tot reproductie en mortaliteit

De omvang van populaties wordt bepaald door enerzijds de reproductie capaciteit, oftewel de productie van jongen, en anderzijds de mortaliteit. Op plaatsen waar de jaarlijkse productie van rekruten gedurende langere tijd de jaarlijkse mortaliteit overtreft zal de (sub)populatie groeien tot een zeker maximum is bereikt. In dit stadium zal het jaarlijkse overschot aan individuen moeten emigreren. Dergelijke populaties worden bron-populaties (source) genoemd. Door het voortdurende netto overschot van de bronpopulaties worden, via emigratie, ook de suboptimale gebieden voortdurend bevolkt. Deze "sinks" worden juist gekenmerkt door een

relatief lage reproductie, niet voldoende om de (hoge) mortaliteit te compenseren. Door een voortdurende influx van immigranten uit de brongebieden zouden deze populaties zich echter kunnen handhaven.

Toen in de zeventiger jaren de nederlandse populatie van de Bruine Kiekendief ook buiten de polders weer begon te groeien na het dieptepunt eind jaren zestig, werd verondersteld dat dit een gevolg zou kunnen zijn van het "Flevoland-effect" oftewel emigratie van aldaar geboren individuen naar elders (Texeira 1979, Sovon 1987). Deze source-sink gedachte kon echter niet kwantitatief worden onderbouwd.

Aangezien gegevens uit de polders beschikbaar zijn van zowel jaarlijkse reproductie (zie par. 5.3), als jaarlijkse mortaliteit (par.5.5) en verder gegevens werden verzameld over de leeftijd waarop de kiekendieven beginnen met de voortplanting (par.5.7.1) is het mogelijk om op basis van deze gegevens een schatting te maken van de "verwachte" populatiegrootte. Het verschil tussen het verwachte en gevonden aantal broedparen vormt dan een indicatie van de jaarlijkse emigratie-immigratie vanuit en naar de polders.

In Figuur 5.30. is voor de Lauwersmeerpolder en Flevoland de flux van broedparen in de loop der jaren uitgezet. Het verwachte aantal broedparen in jaar x werd als volgt berekend:

$$\text{vgl. nr 1.} \quad N_x = (B_{x-1} * S_a) + (n_{x-2} * S_j * S_a)$$

waarbij geldt:

- N_x = voorspelde aantal broedparen in jaar x
- B_{x-1} = gevonden aantal broedparen in jaar x-1
- n_{x-2} = (aantal geproduceerde jongen in jaar x-2) / 2
- S_a = jaarlijkse overlevingskans adulte vogels = 0.727.
- S_j = jaarlijkse overlevingskans eerstejaars = 0.642 (cohort 1975-1980), respectievelijk 0.524 (cohort 1981-1992)

Hierbij is aangenomen dat vanaf het derde kalenderjaar aan de reproductie wordt deelgenomen. Aangezien een deel van de recruten pas in hun vierde kalenderjaar begon aan de voortplanting (zie par. 5.7.1) werd eenzelfde berekening gedaan, uitgaande van 4 kj als reproductieve leeftijd:

$$\text{vgl. nr 2.} \quad N_x = (B_{x-1} * S_a) + (n_{x-3} * S_j * S_a * S_a)$$

De jaarlijkse overlevingskansen voor juveniele en adulte kiekendieven werden berekend met behulp van de doodmeldingen van de geringde exemplaren (par. 5.5). Voor 1975 en vanaf 1989 was in Flevoland alleen het aantal broedparen bekend, en de totale jongenproductie per jaar werd voor deze periodes geschat door een gemiddelde produktie per paar van 2.56 jongen aan te nemen, zijnde het overall gemiddelde in de andere jaren, en vervolgens te vermenigvuldigen met het aantal broedparen. Dezelfde procedure werd gevolgd in de jaren 1974-1976 in de Lauwersmeer. Het aantal broedparen in een bepaald jaar werd dus voorspeld door de som van de overlevende broedvogels van het jaar daarvoor en de overlevende jongen van twee jaar daarvoor. Het verschil tussen het op deze manier voorspelde aantal broedparen en het werkelijk gevonden aantal vormt de netto flux van broedparen:

$$F_x = F_{im} - F_{em} = B_x - N_x$$

waarbij geldt:

F_x = netto Flux van broedparen in jaar x
 F_{im} = aantal geïmmigreerde broedparen in jaar x
 F_{em} = aantal geëmigreerde broedparen in jaar x
 B_x = gevonden aantal broedparen in jaar x
 N_x = voorspelde aantal broedparen in jaar x, op basis van de som van het berekende aantal overlevende broedvogels en recruten (zie vgl. nr 1)

Het is niet bekend hoe groot de stroom emigranten en immigranten is geweest, maar het verschil tussen beiden, de netto flux, kon op deze manier worden berekend.

Zowel in Flevoland als in de Lauwersmeer bleek dat de zeer snelle groei van het aantal paren in de jaren zeventig niet verklaard kon worden door recruten uit de polders zelf.

Er is in beide polders sprake geweest van netto immigratie van vele tientallen broedparen gedurende een periode van meerdere jaren.

Pas toen de populaties maximale aantallen bereikten, en vervolgens in omvang achteruit gingen, is er sprake geweest van netto emigratie uit de polders. Met name vanuit Flevoland zijn vele honderden potentiële broedvogels geëmigreerd in deze periode (Figuur 5.30B). Dit ging echter wel ten koste van de eigen populatie. Vanaf eind jaren tachtig ging het aantal broedparen in Flevoland minder snel achteruit en ook de netto flux aan potentiële broedvogels was relatief laag in deze periode. De Lauwersmeerpolder vertoonde eenzelfde beeld: de eerste 5-7 jaar netto immigratie, vervolgens gedurende ± 10 jaar netto emigratie, en daarna een periode waarin afwisselend één van beide processen domineerde (Figuur 5.30A). Uitgaande van het vierde kalenderjaar als reproductieve leeftijd, in plaats van 3 kj, leverde per cohort minder recruten op (vgl. 1 en 2). Er is in dat geval meer immigratie, dan wel minder emigratie van recruten opgetreden om de variaties in aantallen broedparen te kunnen verklaren.

In het voorgaande werd aangetoond dat er in de periode van snelle groei van de populaties netto immigratie moet zijn opgetreden, terwijl er netto emigratie was toen het aantal broedparen weer daalde. Daarnaast is het echter van belang om te weten welk deel van de waargenomen verandering in de broedpopulatie verklaard kan worden door variaties in mortaliteit en recrutering. Deze variabelen werden als volgt berekend:

Aantal dode broedvogels van broedseizoen x-1 tot seizoen x :

$$M_x = B_{x-1} * 2 * (1 - S_a)$$

Aantal recruten in jaar x, als de helft van de 3 kj's begint met broeden en de anderen als 4kj (zie par.2.4.3):

$$R_x = (0.5 * n_{x-2} * S_j * S_a) + (0.5 * n_{x-3} * S_j * S_a * S_a)$$

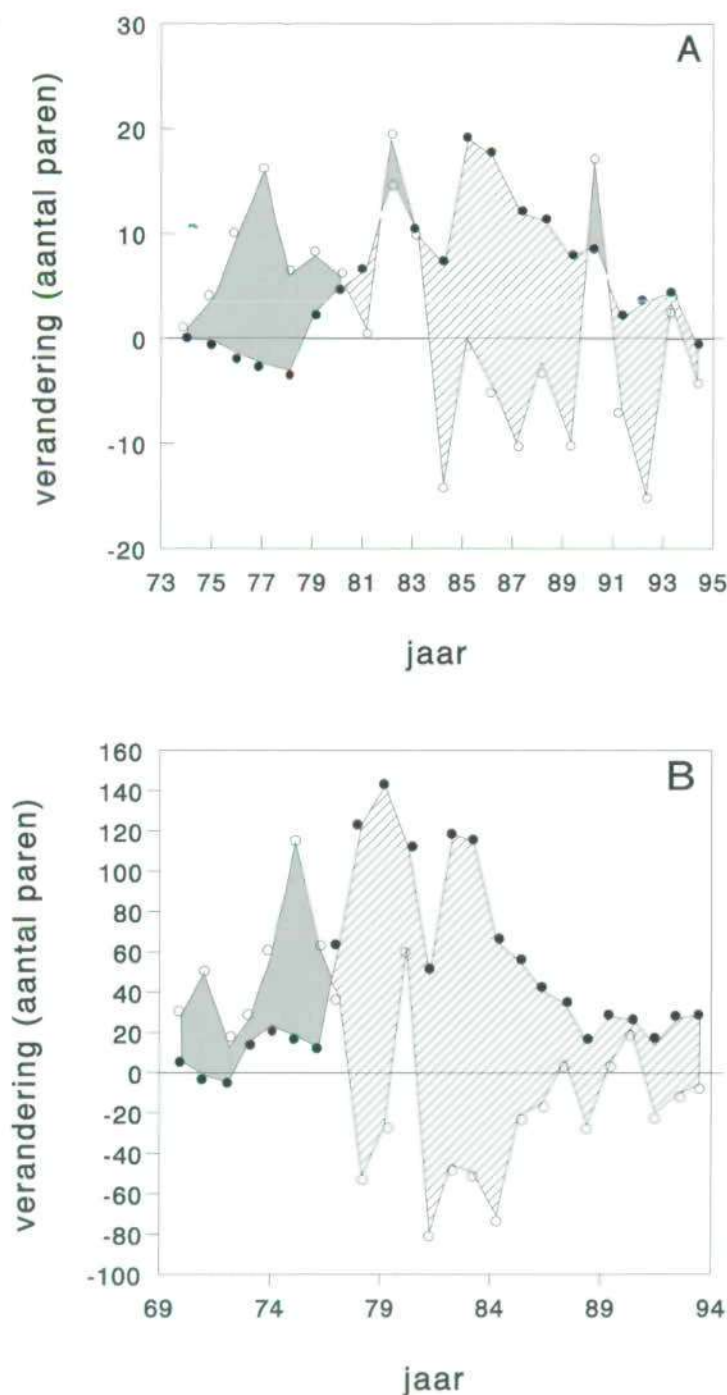
De voorspelde verandering in het aantal broedparen van jaar x-1 tot jaar x, als er geen immigratie en/of emigratie zou zijn opgetreden.

$$\Delta N_x = (R_x - M_x) / 2$$

In Figuur 5.31A (Lauwersmeer) en 5.31B (Flevoland) staat per jaar deze voorspelde verandering in het aantal broedparen weergegeven ($\bullet \approx \Delta N_x$). Tevens staat de in werkelijkheid opgetreden verandering van jaar tot jaar

Figuur 5.31

De voorspelde verandering in het aantal broedparen van jaar $x-1$ tot jaar x , als geen dispersie zou zijn opgetreden (●) in de Lauwersmeer (A) en in Flevoland (B). Berekening zie tekst. Tevens staat de werkelijk opgetreden verandering in de omvang van de broedpopulatie weergegeven (○). Gestippeld oppervlak: immigratie; gearceerd oppervlak: emigratie.



uitgezet (○). In de grote meerderheid van de jaren en in beide gebieden was het aantal potentiële recruten hoger dan de sterfte onder de broedvogels van het jaar daarvoor, resulterend in een voorspelde stijging van het aantal broedparen ($\Delta N_x > 0$). Dit trad vooral op in de jaren tachtig, toen het aantal paren in werkelijkheid voortdurend afnam ($\Delta B_x < 0$), en is deels een gevolg daarvan: Het aantal recruten in jaar x , uit de relatief grote cohorten $x-2$ en $x-3$ is groter dan de jaarlijkse sterfte in de inmiddels kleinere broedpopulatie van jaar $x-1$. Doordat er in die periode per jaar veel meer potentiële recruten waren dan er broedvogels van het voorgaande broedseizoen doodgingen, was de netto efflux veel groter dan de

afname van het aantal broedparen alleen. Deze massale exodus is zeer waarschijnlijk veroorzaakt door de ontginningen die vooral in Flevoland in deze periode in snel tempo werden uitgevoerd (zie par. 5.1).

Tijdens de periode van snelle groei van de broedpopulaties, in de eerste jaren na de drooglegging, was de recruitering in jaar x , uit de relatief kleine cohorten die 2 of 3 jaar eerder waren geboren, ongeveer voldoende om de jaarlijkse sterfte in de, inmiddels gegroeide, broedpopulatie van jaar $x-1$ te compenseren ($\Delta N_x = 0$). Als gevolg van deze vertraagde recruitering werd de jaarlijkse toename van het aantal broedparen in deze periode dan ook nagenoeg geheel verklaard door immigratie (Figuur 5.31).

Afgezien van het gecombineerde effect van de vertraagde recruitering, immigratie en emigratie op de broedpopulatie, blijft de vraag of het gemiddelde aantal uitgevlogen jongen op zich voldoende was om de jaarlijkse mortaliteit van de ouders te compenseren.

Het aantal jongen dat per ouder per jaar geproduceerd zou moeten worden om de populatie op peil te houden (A) werd als volgt berekend:

$$A * ((0.5 * S_j * S_a) + (0.5 * S_j * S_a * S_a)) = (1 - S_a)$$

waarbij geldt:

- A = aantal uitgevlogen jongen per ouder
- S_a = jaarlijkse overlevingskans adulte vogels = 0.727.
- $(1 - S_a)$ = jaarlijkse mortaliteitskans van adulte vogels = $1 - 0.727 = 0.273$.
- S_j = jaarlijkse overlevingskans eerstejaars = 0.642 (cohort 1975-1980), respect. 0.524 (cohort 1981-1992)

Oftewel, de jaarlijkse produktie van nakomelingen (per ouder) die de reproductieve leeftijd bereiken, is gelijk aan de jaarlijkse mortaliteitskans van ouders.

Dit evenwicht tussen nataliteit en mortaliteit zou worden bereikt bij een jongenproduktie van:

- $A = 0.683$, $2A = 1.37$ uitgevlogen jongen per paar (cohorten 1975-1980).
- $A = 0.827$, $2A = 1.66$ uitgevlogen jongen per paar (cohorten 1981-1992).

Hierbij werd er opnieuw van uitgegaan dat de helft van de 3 kj's (leeftijd 2 jaar) begint met de reproductie en de anderen een jaar later (zie boven). Wanneer alle recruten pas als 4 kj voor het eerst zouden broeden, dan is een produktie van 1.60 jongen (cohorten 1975-1980), respectievelijk 1.97 jongen (1981-1992), noodzakelijk om de populatie op peil te houden. Zoals bleek uit Figuur 5.7B was de gemiddelde jongenproduktie in Flevoland in alle jaren waarvan gegevens beschikbaar waren (1975-1988) meer dan twee uitgevlogen jongen per paar. In de Lauwersmeerpolder was dit ook het geval (Fig. 5.7A) tot er in de jaren negentig een sterke reductie van het broedsucces optrad, als gevolg van een toename van de nestpredatie (par.5.3.3). Vanaf 1991 was de nataliteit in de Lauwersmeer waarschijnlijk onvoldoende om de gemiddelde jaarlijkse mortaliteit van adulten ($p = 0.273$, berekend over de cohorten 1975-1990) te compenseren.

Toen in de zeventiger jaren de nederlandse populatie van de Bruine Kiekendief ook buiten de polders weer begon te groeien na het dieptepunt eind jaren zestig, werd verondersteld dat dit een gevolg zou kunnen zijn van het "Flevoland-effect" oftewel behulp emigratie van aldaar geboren

individuen naar elders (Schipper 1979, Sovon 1987). Deze source-sink gedachte kon echter niet kwantitatief worden onderbouwd. Op basis van de huidige anayse bleek dat zowel in Flevoland als in de Lauwersmeer bleek dat de zeer snelle groei van het aantal broedparen in de jaren zeventig niet verklaard kon worden door recruten uit de polders zelf. Er is in beide polders sprake geweest van netto immigratie van vele tientallen broedparen gedurende een periode van meerdere (5-7) jaren. Pas toen de populaties maximale aantallen bereikten, en vervolgens in omvang achteruit gingen, is er sprake geweest van netto emigratie uit de polders. Met name vanuit Flevoland zijn vele honderden potentiële broedvogels geëmigreerd in deze periode (Fig. 5.30 en 5.31). Dit ging echter wel ten koste van de eigen populatie. Het "Flevoland-effect" is dus niet opgetreden in de jaren zeventig, zoals verondersteld (Schipper 1979). In die jaren was er juist sprake van een aanzuigende werking van de nieuwe polders, die de toename van de soort in de rest van Nederland waarschijnlijk meerdere jaren heeft vertraagd. Pas in de jaren tachtig was er in de polders sprake van overschotten, die ongetwijfeld een belangrijke bijdrage leverden aan de verdere toename van de Bruine Kiekendief in de rest van Nederland, en mogelijk daarbuiten.

In de overgrote meerderheid van de jaren was de produktie van jongen die overleefden tot de reproductieve leeftijd was bereikt (recruten) ruim voldoende om de mortaliteit van de ouders te compenseren. De polderpopulaties zouden dus ook, zij het minder snel, zijn gegroeid zonder de aanvankelijk opgetreden netto immigratie. Ook in de jaren tachtig, toen broedpopulaties in de polders achteruitgingen, was het aantal overlevende jongen hoger dan de mortaliteit onder de ouders. Alleen in de Lauwersmeerpolder was dit na 1990 niet meer het geval, als gevolg van de sterk verhoogde fractie gepredeerde nesten (Fig. 5.8). Deze populatie is in de huidige situatie, in aanwezigheid van grondpredatoren en in afwezigheid van geïnnundeerde rietvelden, waarschijnlijk niet levensvatbaar. Aanpassing van het huidige beheer, bijvoorbeeld door op een aantal nu reeds bekaade deelgebieden de waterstand te verhogen tot ruim boven het maaiveld, zou hier waarschijnlijk uitkomst brengen.

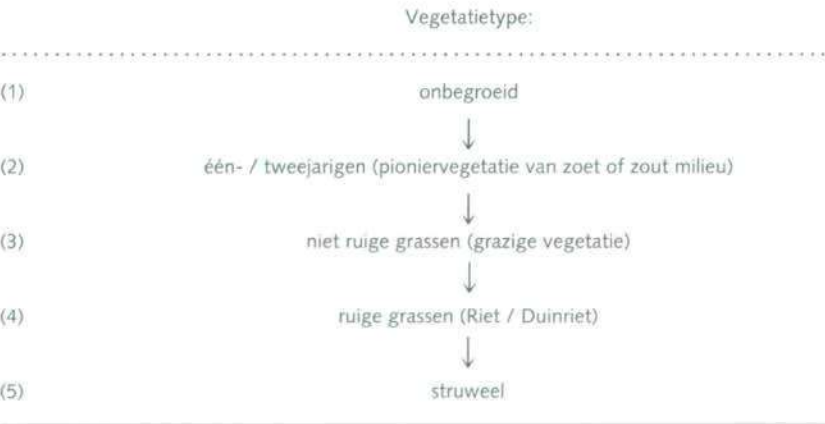
6 Effecten van beheer

6.1 Inleiding

Een belangrijk deel van Nederland maakt deel uit van de oorspronkelijke Rijndelta. Ook de verschillende onderzoeksgebieden behoren min of meer tot dit gebied. Natuurlijke delta's kenmerken zich door een grote dynamiek in waterpeil, zowel binnen het jaar, als over de jaren. Perioden waarin de delta (gedeeltelijk) uitdroogt, en die, waarin overstromingen plaatsvinden, wisselen elkaar af. Deze dynamiek is het gevolg van variatie in neerslag, verdamping, aan- en afvoer van water. Gebieden die (tijdelijk) geïsoleerd raken hebben een eigen waterdynamiek. Daarnaast is er, als gevolg van zich verleggende rivierarmen, voortdurend sprake van sedimentatie en erosie. Langs de rivier ontstaat nieuw land en verdwijnt oud land. In perioden dat de rivier veel slib transporteert kan de delta zich verder in zee uitbreiden; in perioden met weinig slibtransport kan afslag plaatsvinden.

Zowel onder invloed van een (tijdelijke) verlaging van het waterpeil, als wel door aanslibbing, kunnen gronden droogvallen. Vervolgens vinden in de bodem verouderingsprocessen plaats: rijping, inklinking, ontkalking, en eventueel ontzilting. Het resultaat is dat een successie van de vegetatie optreedt. Vegetatiesuccessie vindt plaats volgens een vast patroon, en gaat gepaard met een toename van de structuur van de vegetatie (tabel 6.1). Afhankelijk van de abiotische factoren kan de tijdsduur, dat een bepaald vegetatietype overheerst, verschillen; ook kunnen stadia worden overgeslagen.

Tabel 6.1
Vereenvoudigd overzicht van vegetatiesuccessie in de onderzoeksgebieden, onder invloed van veroudering van het habitat. Successie vindt plaats van 1. naar 5.



Onder invloed van een waterpeilverhoging, of erosie van het sediment, kunnen gebieden weer overstromen. Bij een aanhoudende overstroming vindt langzaam maar zeker een regressie van de geïnundeerde vegetatie plaats. Langzaam maar zeker verdwijnt de geïnundeerde vegetatie en verandert het gebied in een ondiepe plas (Van der Valk en Davis 1978, Iedema en Kik 1986). In natuurlijke delta's is daarom gewoonlijk van laag naar hoog, samenhangend met de overstromingsfrequentie, een zonering van de vegetatie aan te treffen. Op de lagere delen overheersen vroege

stadia in de vegetatiesuccessie, op de hogere delen zijn dat juist de latere stadia. Het is onduidelijk of begrazing door grote zoogdieren in natuurlijke delta's in gematigde streken een belangrijke vorm van dynamiek was. Veel soorten grote grazers zijn, door menselijk toedoen, reeds lang verdwenen (Lange et al. 1986).

In de Nederlandse delta is de natuurlijke dynamiek door waterstaatkundige ingrepen sterk afgenomen, de onderzoeksgebieden zijn hiervan een goed voorbeeld. Maar het ontstaan van de onderzoeksgebieden biedt ons wel de mogelijkheid om onderzoek te doen naar processen die ook in natuurlijke wetlands plaatsvinden: veranderingen op drooggevallede gronden, effecten van inundatie en begrazing. In natuurlijke wetlands ben je als onderzoeker afhankelijk van de grillen van de natuur. Als gevolg van de inpolderingen vielen vele gronden permanent droog en vond een natuurlijke successie van de vegetatie plaats, zowel in een zoete als in een zoute uitgangssituatie. In het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen werd het waterpeil in de loop der jaren een aantal malen veranderd. Perioden met een laag waterpeil waren 1968-75 (in het gehele binnenkaadse gebied) en 1987-90 (alleen in het westelijk compartiment). Na een waterpeilverhoging raakten vegetaties geïnundeerd. In alle onderzoeksgebieden werden een aantal jaren na de inpoldering, over grote oppervlaktes, grote grazers ingeschaard.

Effecten van droogvallen, inundatie en begrazing passeren in dit hoofdstuk de revue. Omdat roofvogels van het open wetland-biotop ook regelmatig buiten natuurgebieden jagen, wordt ook aandacht besteed aan het voorkomen in cultuurgebieden. De onderwerpen worden behandeld volgens een vast patroon: achtereenvolgens wordt ingegaan op veranderingen in de vegetatie (structuur / samenstelling), voedselaanbod en roofvogeldichtheid. Door middel van beheer wordt doelbewust ingegrepen in de ontwikkeling van de vegetatie. Ontwikkelingen in de vegetatie leiden tot veranderingen in het aanbod en de bejaagbaarheid van voedselbronnen en daarmee tot veranderingen in de talrijkheid van roofvogels (figuur 1.1). Een beheer wordt gunstig voor roofvogels van het open wetland-biotop genoemd, wanneer deze soorten hoge dichtheden bereiken, of wanneer sprake is van een hoog voedselaanbod. Het voedselaanbod voor roofvogels van het open wetland-biotop bestaat vooral uit Veldmuizen en diverse soorten vogels (tabel 3.1). Veranderingen in het aanbod van vogels zijn minder eenvoudig te schatten dan die van Veldmuizen. Er zijn veel soorten vogels, die onderling verschillen in geschiktheid als voedselbron. Daarom is veelal gekozen voor een globale weergave van effecten, aan de hand van aantalsveranderingen van karakteristieke broedvogels (kensoorten).

6.2 Natuurlijke successie op drooggevallede gronden

De ontwikkeling van de vegetatie in nieuw drooggevallede gebieden verloopt gewoonlijk veel trager in gebieden met een zout verleden (Lauwersmeer, Krammer Volkerak), dan die met een zoet verleden (Flevoland/Oostvaardersplassen). Daarom worden van oorsprong zoete en zoute gebieden apart behandeld.

6.2.1 Natuurlijke successie in een zoete uitgangssituatie

Veranderingen in de vegetatie:

Na het droogvallen van Zuidelijk Flevoland was er niet sprake van een

natuurlijke successie van de vegetatie. Direct na de inpoldering werd riet ingezaaid, waardoor de polder binnen drie jaar begroeid raakte met een gesloten rietvegetatie. Op plaatsen waar een dichte rietvegetatie was ontstaan, verliep struweelvorming traag. Plaatselijk kwamen direct na de inpoldering Schietwilgen tot ontwikkeling en werd het rietstadium overgeslagen. Op plaatsen waar voor de inpoldering gronden waren gestort, ontstonden ruigtevegetaties.

Het westelijk compartiment van het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen viel pas droog in 1987; hierbij vond geen rietinzaai plaats. Dit bood de gelegenheid om alsnog een natuurlijke successie van de vegetatie op een zoete bodem te volgen. Het drooggevalen gebied raakte snel begroeid met pioniervegetaties van zoet milieu. In de derde zomer (1989) nam de rietbedekking sterk toe; het successiestadium met niet-ruige grassen werd overgeslagen (cf. tabel 6.1.). In 1990 was de rietbedekking meer dan 50% (van Deursen 1994). Vanaf 1991 werd de waterstand in het gebied geleidelijk verhoogd en was de droge fase voorbij. We kunnen stellen dat het ongeveer vier jaar duurde voordat een gesloten rietvegetatie ontstond.

Veranderingen in het voedselaanbod:

Veldmuizen hebben een voorkeur voor (droge) pioniervegetaties van zoet milieu en grazige vegetaties. In droog rietland zijn de dichtheden van veldmuizen gewoonlijk zeer laag (Beemster & Dijkstra 1991). Daarom is het onwaarschijnlijk dat zich in de met riet ingezaaide gebieden, kort na de inpoldering, hoge veldmuisdichtheden hebben voorgedaan.

In het westelijk compartiment van het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen kwamen tijdens de tweede droge fase (1987-90) in de pioniervegetaties van zoet milieu hoge dichtheden van veldmuizen tot ontwikkeling (figuur 6.1). Waarschijnlijk was dit vooral het geval in de droge zomers van 1989 en 1990. In 1987 en 1988 werden geen gegevens verzameld, maar waren de dichtheden waarschijnlijk laag. In 1987 viel het grootste deel van het gebied pas in de loop van de zomer droog en bleef kolonisatie van Veldmuizen waarschijnlijk uit; in 1988 was het gebied minder droog dan in 1989 en 1990. Tijdens de eerste droge fase (van 1968-75) was het aanzienlijk minder droog dan in 1987-90; waarschijnlijk bleef de dichtheid van veldmuizen toen laag.

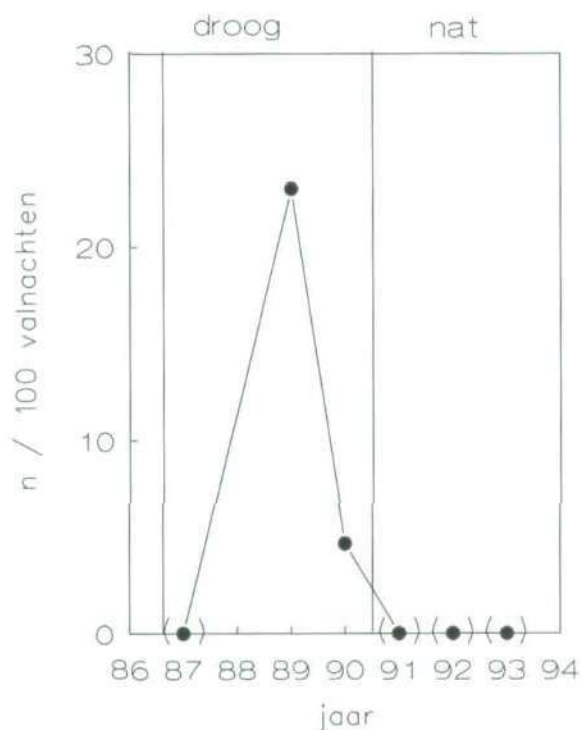
De samenstelling van de vogelbevolking is afhankelijk van de vegetatie. In dié gebieden in het buitenkaadse deel van de Oostvaardersplassen, met al sinds 1968 een natuurlijke successie van de vegetatie (delen van het Stort en de Beemderlanden), bestond de broedvogelbevolking in de periode 1987-92 vooral uit bosvogels (Beemster 1992). In het westelijk compartiment van het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen kwamen na de drooglegging van 1987 in de eerste jaren vooral broedvogels van zoete pioniervegetaties voor: karakteristieke soorten waren Gele kwikstaart en Veldleeuwerik. In het vierde voorjaar (1990) namen broedvogels van pioniervegetaties in aantal af en soorten van droog rietland in aantal toe (Beemster ongepubl.).

Aantalsveranderingen van roofvogels:

In de de droge delen van de onderzoeksgebieden jagen roofvogels, kenmerkend voor het open wetlandbiotoop vooral op Veldmuizen. Veldmuizen bereiken hun hoogste dichtheden in pioniervegetaties van zoet milieu en grazige vegetaties. Enkele roofvogelsoorten jagen (vooral) op vogels. Het gaat hierbij vooral om vogelsoorten gebonden aan pioniervegetaties van zoet of zout milieu en grazige vegetaties. Wanneer de vegetatie, bij

Figuur 6.1

De veldmuisindex in oktober in het westelijk compartiment van het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen in de periode 1987-93 (voor 1987 en 1991-93 wordt aangenomen dat de index 0 was).



een voortgaande successie, in het riet- / duinrietstadium komt, neemt het aanbod van Veldmuizen en vogels, gebonden aan vroege successiestadia, daarom sterk af (o.a. figuur 6.1).

In gebieden met een natuurlijke successie van de vegetatie, in het buitenkaadse deel van de Oostvaardersplassen (Stort en Beemdlanden), waren de dichtheden van roofvogels, kenmerkend voor grootschalige open wetlands, in het begin van de jaren 80, vijftien jaar na de inpoldering van Zuidelijk Flevoland, laag (van Rijn et al. 1995). Blijkbaar was het bejaagbare prooiaanbod toen al beperkt. Tot halverwege de jaren 80, waren deze gebieden van belang als broedgebied voor kiekendieven. Waarschijnlijk als gevolg van de voortgaande successie van de vegetatie en / of nestpredatie door Vossen ging ook deze functie in de daaropvolgende jaren verloren. In Oostvaardersplassen broeden kiekendieven nu alleen nog in het binnenkaadse deel (van Rijn et al. 1995).

In het westelijk compartiment van het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen waren op Veldmuizen jagende roofvogels talrijk in een aantal winters in de droge fase van 1987-90. Met name de winters 1989/90 en 1990/91 vielen hierbij op (figuur 6.2). Deze winters werden gekenmerkt door hoge dichtheden van Veldmuizen (figuur 6.1). Blauwe kiekendieven waren in beide winters talrijk, Torenvalken alleen in de eerste winter. In het oostelijk compartiment, met een hoog waterpeil, bleven de dichtheden van Blauwe kiekendief en Torenvalk laag.

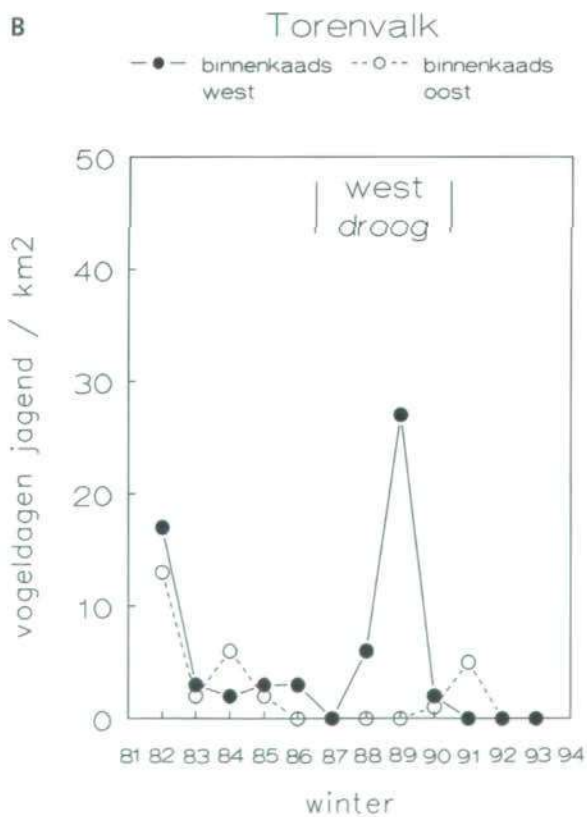
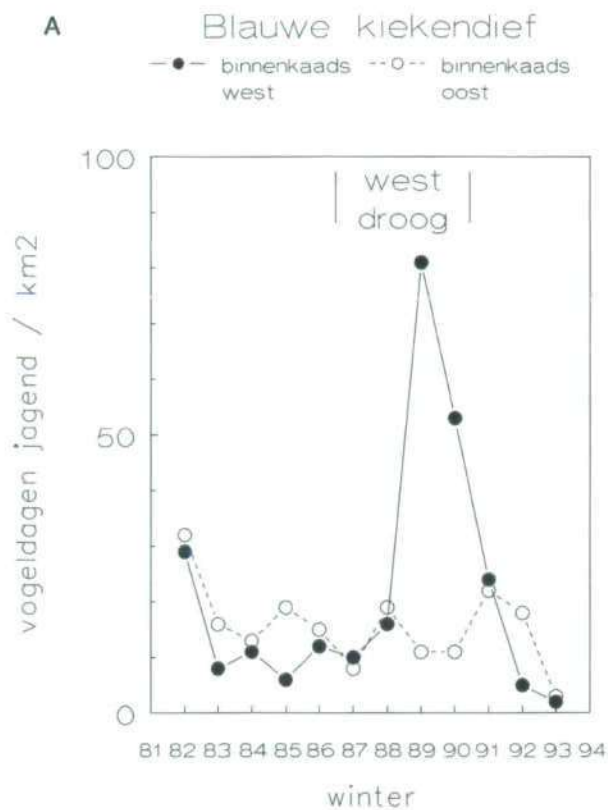
6.2.2 Natuurlijke successie in een zoute uitgangssituatie

Ontwikkeling van de vegetatie:

De ontwikkeling van de vegetatie in de Lauwersmeer, in de eerste jaren na de inpoldering in 1969, komt sterk overeen met die in het Krammer Volkerak (inpoldering 1987). In beide gebieden werd de snelheid van de vegetatiesuccessie vooral bepaald door de ontzilting (Drost 1983, Slager 1985, Spaans & Esselink 1993). Zowel in de Lauwersmeer als in het Kram-

Figuur 6.2

Aantalsveranderingen van Blauwe kiekendief en Torenvalk in het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen, verdeeld over het westelijk compartiment (drooggelegd van 1987-90) en het oostelijk compartiment (met vanaf 1987 een iets verhoogd waterpeil), in de periode 1982/83 - 1993/94.



.....
Blauwe Kiekendief (♂, adult). Deze soort is weliswaar geen uitgesproken Veldmuis specialist, maar de aantallen kiekendieven in de polders fluktuëren synchroon aan die van de Veldmuis, en deze prooi wordt veelvuldig aangetroffen in de braakballen. (copy right foto: Simon Bijlsma / Steven Ruiter)



mer Volkerak was voor de inpoldering sprake van een relatief hooggelegen kwelder en een relatief laaggelegen platengebied. Op de kwelder was een ontwateringsstelsel aanwezig, waardoor na de inpoldering een snelle ontziltiging van de bodem plaatsvond. Op de platen ontbrak een ontwateringsstelsel; in combinatie met de vlakke ligging en de relatief ondoorlatende bodem, verliep de ontziltiging relatief traag.

Op de voormalige kwelder van de Lauwersmeer bestond de vegetatie al in de tweede zomer na de inpoldering (1970) vooral uit pioniervegetaties van zoet milieu (Timmerman 1971). In de periode 1970-75 werd het gebied ontgonnen tot landbouwgrond. Op de voormalige kwelder in het Krammer Volkerak kwamen aanvankelijk pioniervegetaties van zoet milieu tot ontwikkeling, maar in het zesde jaar na de inpoldering (1992) bestond de vegetatie vooral uit Duinriet (Spaans & Esselink 1993, Dijkstra 1994). In 1993 werden de meeste gebieden in het Krammer Volkerak in beweiding genomen; hiermee kwam een eind aan de natuurlijke successie van de vegetatie.

De platen van de Lauwersmeer behielden relatief lang een zout / brak karakter. Ontziltiging vond het eerst plaats op de hogere delen van de platen en breidde zich in neerwaartse richting uit. Daarom volgden de verschillende successiestadia elkaar in deze richting op (Altenburg et al. 1985). Aanvankelijk raakten de platen begroeid met pioniervegetaties van

zout milieu. In de loop van de jaren 70 nam het areaal geleidelijk af, ten voordele van grazige vegetaties. Grazige vegetaties breidden zich in de eerste helft van de jaren 70 sterk uit; in de tweede helft van de jaren 70 en de eerste helft van de jaren 80 bleef het oppervlak min of meer gelijk, alhoewel een verschuiving plaats vond in neerwaartse richting. Vanaf het midden van de jaren 80 nam het areaal met grazige vegetaties snel af. Riet, Duinriet en struweel breidden zich steeds verder uit (figuur 6.12.A). De ontwikkeling van de vegetatie op de platen in het Krammer Volkerak tot nu toe, was vergelijkbaar met die op de platen in de Lauwersmeer, in de eerste jaren na de inpoldering (Spaans & Esselink 1993, Dijkstra 1994).

Veranderingen in het voedselaanbod:

Veldmuizen hebben een voorkeur voor (droge) pioniervegetaties van zoet milieu en grazige vegetaties (Beemster & Dijkstra 1991). In pioniervegetaties van zout milieu (met soorten als Zeekraal en Schorrekruis) worden nauwelijks Veldmuizen aangetroffen, waarschijnlijk vanwege de geringe bedekking van de vegetatie (Dijkstra 1994). In riet- en duinrietvegetaties wordt de Veldmuis gewoonlijk vervangen door de Aardmuis (Beemster & Dijkstra 1991, Dijkstra 1994).

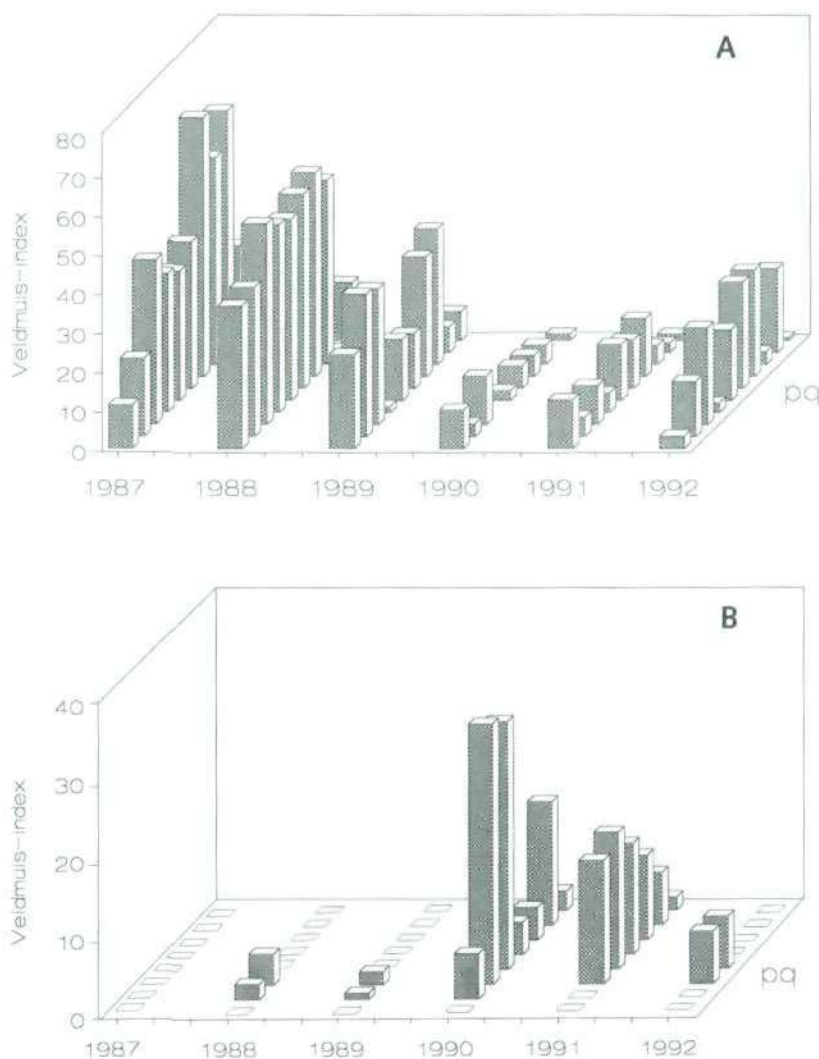
Op de voormalige kwelder van de Lauwersmeer en het Krammer Volkerak bereikten Veldmuizen kort na het ontstaan van het biotoop enkele jaren achtereenvolgende zeer hoge dichtheden. Op de voormalige kwelders in het Krammer Volkerak werden in september 1987, 4 maanden na de inpoldering, extreem hoge dichtheden van Veldmuizen vastgesteld. Ook in 1988 en 1989 waren de dichtheden uitzonderlijk hoog. In de jaren daaropvolgend (1990-92) waren de dichtheden relatief laag (figuur 6.3; Dijkstra 1994). In 1992 was Duinriet de dominerende plantensoort; wanneer een doorgaande successie van de vegetatie had plaatsgevonden, hadden daarom geen hoge veldmuisdichtheden meer mogen worden verwacht. Op de voormalige kwelder in de Lauwersmeer werden pas in de tweede zomer na de inpoldering (1970) extreem veel sporen van Veldmuizen aangetroffen. Dat bleef zo in de winter van 1970/71, en in mindere mate in de zomer van 1971. Voor 1970 en 1971 werd gesproken van een "muizenplaag" (Timmerman 1971). In latere jaren werden geen extreem hoge veldmuisdichtheden meer gemeld. Mogelijk heeft de geleidelijke cultivatie van de kwelder in de periode 1970-75 hierbij een rol gespeeld.

Op de platen van de Lauwersmeer en het Krammer Volkerak duurde het vier jaar, voordat Veldmuizen voor het eerst hogere dichtheden bereikten (med. M. van Eerden; Dijkstra 1994, figuur 6.3). Op de platen van beide gebieden komen Veldmuizen vooral voor in grazige vegetaties. In de Lauwersmeer bereikten grazige vegetaties hun maximale omvang in de tweede helft van de jaren 70 en het begin van de jaren 80 (figuur 6.12.A). Omdat geleidelijk een verschuiving plaatsvond van de hogere naar de lagere plaatdelen, werden grazige vegetaties gemiddeld steeds vochtiger, en zodoende een minder aantrekkelijk habitat voor Veldmuizen. Waarschijnlijk was het totale aanbod van Veldmuizen maximaal in de tweede helft van de jaren 70 en nam deze vanaf het begin van de jaren 80 snel af.

Op de voormalige kwelder van de Lauwersmeer en het Krammer Volkerak bestond de broedvogelbevolking al na enkele jaren vooral uit soorten van meer gestructureerde vegetaties. Op de voormalige kwelder in het Krammer Volkerak, werden in de eerste drie jaar na de inpoldering nog vooral soorten van grazige vegetaties aangetroffen, maar al vanaf het

Figuur 6.3

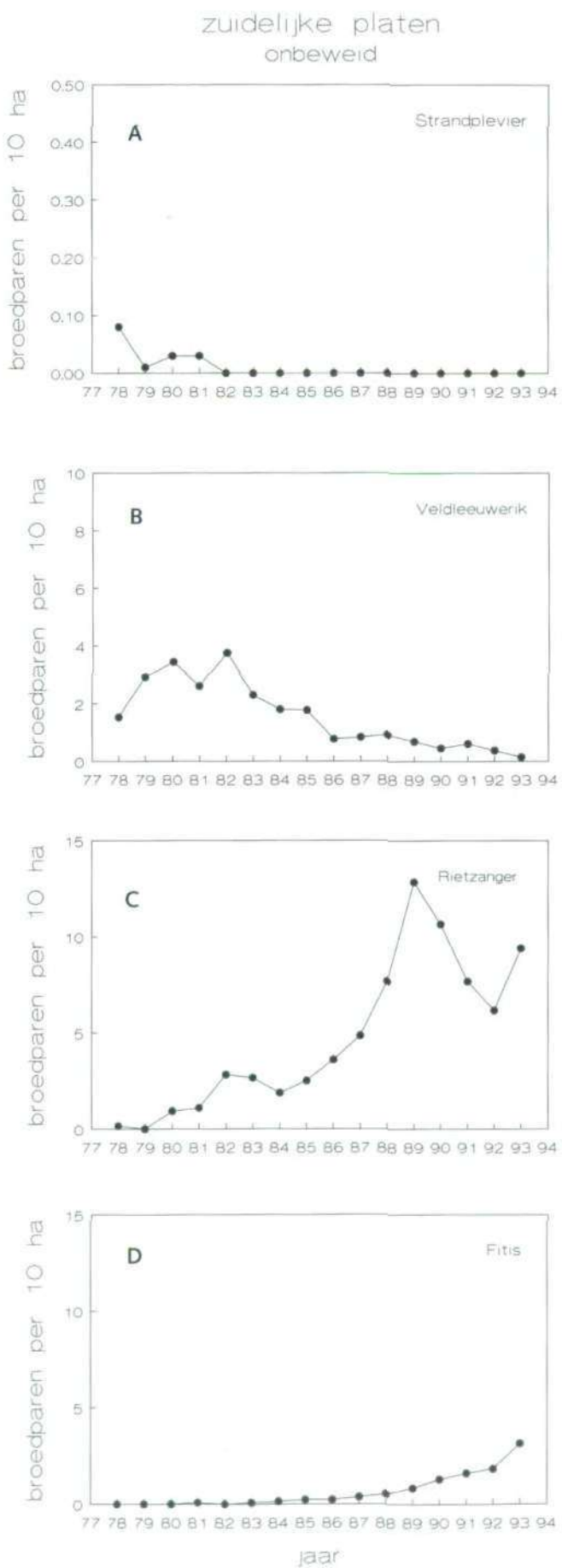
Gemiddelde veldmuisindex in juli / september op de voormalige kwelder (A.) en plaat (B.) in het Krammer Volkerak, als functie van de leeftijd van het biotoop; periode 1987-92 (Dijkstra 1994).



vierde jaar vooral soorten van Riet, ruigte en struweel (Spaans 1994). Uit de Lauwersmeer zijn geen gedetailleerde gegevens bekend. Op de platen van de Lauwersmeer en het Krammer Volkerak werd de broedvogelbevolking nog vele jaren na de drooglegging gedomineerd door broedvogelsoorten van vroege successiestadia. Op de platen van het Krammer Volkerak, bestond de broedvogelbevolking in het vijfde jaar na de inpoldering vooral uit soorten gebonden aan pioniervegetaties van zout milieu en grazige vegetaties (Spaans 1994). Van de platen in de Lauwersmeer zijn aantalsveranderingen van broedvogels bekend uit een periode van 25 jaar na de inpoldering (van Eerden et al. 1979, Altenburg et al. 1985, Beemster et al. 1989, Beemster ongepubliceerd). Figuur 6.4 geeft een overzicht van het aantalsverloop van een aantal kensoorten in de periode 1978-93. In het begin van de jaren 70 werd de broedvogelbevolking gedomineerd door soorten van pioniervegetaties van zout milieu (van Eerden et al. 1979). Een voorbeeld hiervan is de Strandplevier (figuur 6.4.A). In 1978 waren Strandplevieren al zeer schaars, om in het begin van de jaren 80 als broedvogel te verdwijnen. De Veldleeuwerik, kensoort voor grazige vegetaties, bereikte zijn maximale aanwezigheid omstreeks 1980. In de eerste helft van de jaren 80 vond een snelle afname plaats, en vanaf het midden van de jaren 80 was de dichtheid laag (figuur 6.4.B.).

Figuur 6.4

Aantalontwikkeling van Strandplevier (A.; kensoort voor pioniervegetatie van zout milieu), Veldleeuwerik (B.; kensoort voor grazige vegetatie), Rietzanger (C; kensoort voor rietvegetatie) en Fitis (D; kensoort voor (jong) bos) op de platen in de Lauwersmeer, met een natuurlijke successie van de vegetatie, in de periode 1978-93. Dichtheden van de Strandplevier zijn gebaseerd op de zuidelijke platen als geheel (1160 ha), die van de Veldleeuwerik en de Fitis op het proefgebied Sennerplaat (130.3 ha) en die van de Rietzanger op een deel van het proefgebied Sennerplaat (63.8 ha).



Na de drooglegging van het westelijk compartiment van van het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen in 1987 vond een snelle successie van de vegetatie plaats (foto's Nico Beemster).

mei 1988



mei 1989



mei 1990



De Rietzanger, kensoort voor riet- en duinrietvegetaties, nam in de jaren 80 sterk in aantal toe; het is onduidelijk of de soort zijn maximale aanwezigheid al heeft bereikt (figuur 6.4.C.). De Fitis, kensoort voor (jong) bos, werd in de tweede helft van de jaren 80 algemeen. In vergelijking met de Rietzanger, is de dichtheid nog steeds laag, (figuur 6.4.D.). In de loop der jaren vond dus een ontwikkeling plaats van broedvogels van vroege successiestadia, naar soorten van latere successiestadia. Hiermee veranderde het prooiaanbod voor roofvogels.

Aantalsveranderingen van roofvogels:

Op de voormalige kwelder in de Lauwersmeer en het Krammer Volkerak was kort na het ontstaan van het biotoop sprake van een gunstig voedselaanbod voor roofvogels van het open wetland-biotoop. Op de voormalige kwelder in het Krammer Volkerak waren in de eerste drie jaar na de inpoldering (1987-89) veel Torenvalken aanwezig; in latere jaren (1990-92) waren veel minder (Dijkstra 1994). Op de voormalige kwelder in de Lauwersmeer waren de dichtheden van op Veldmuizen jagende roofvogels in eerste winter na de inpoldering relatief laag, maar in de daaropvolgende winter (1970/71) extreem hoog; Blauwe kiekendief (max. 2.0 / km²), Torenvalk (max. 2.0 / km²) en Velduil (max. 3.1 / km²). Op vogels jagen de roofvogels werden relatief weinig gezien (Timmerman 1971, Beemster 1994). De kwelder werd kort daarna in cultuur gebracht.

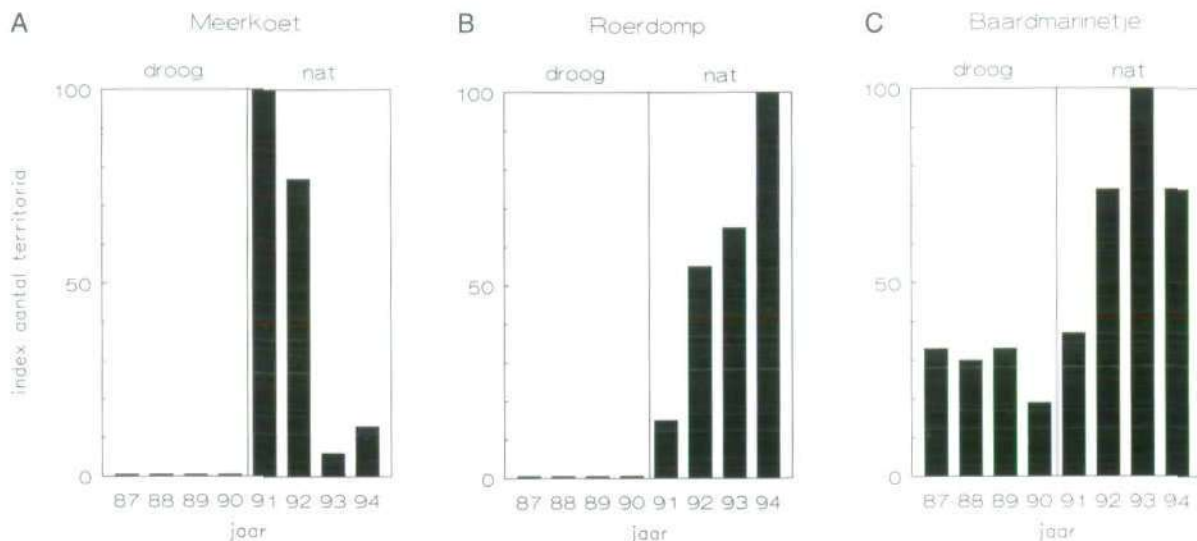
Op de platen van de Lauwersmeer en het Krammer Volkerak duurde het enkele jaren voordat een gunstig voedselaanbod voor roofvogels ontstond. Roofvogels bereikten pas in het vierde jaar na de inpoldering voor het eerst hogere dichtheden (Dijkstra 1994, Beemster 1994). In de Lauwersmeer waren de dichtheden van de meeste soorten roofvogels, karakteristiek voor grootschalige open wetlands, maximaal, 5 tot 20 jaar na de inpoldering (figuur 6.5; cf. Beemster 1994). Dit geldt zowel voor typische muizenjagers (Blauwe kiekendief, Torenvalk), als voor een typische vogeljager (de Slechtvalk). Als gevolg van variatie in abiotische factoren (hoogte, bodem), verliep de ontzilting van de bodem niet overal even snel. Jarenlang was telkens een deel van het gebied in dat stadium van vegetatiesuccessie met hoge dichtheden van Veldmuizen en prooivogels. Daarom bleef het gebied langere tijd een gunstig jaaggebied voor roofvogels van het open wetland biotoop.

In de Lauwersmeer functioneren de platen met een natuurlijke successie van de vegetatie nog steeds als broedgebied voor roofvogels van het open wetlandbiotoop. Met name Bruine en Grauwe kiekendieven vinden in de uitgestrekte rietvegetaties een broedplaats (figuur 3.1). Het broedsucces van de kiekendieven wordt de laatste jaren echter sterk negatief beïnvloed door predatie door vossen (figuur 5.8). Naar verwachting zal predatie een belangrijke factor blijven. Overigens zullen de platen, door een toename van het struweel, als broedgebied geleidelijk minder aantrekkelijk worden. Al met al is een afname van het aantal broedparen te verwachten.

Samengevat komt het er op neer, dat op drooggevalle gronden, bij een beheer van "niets doen", een natuurlijke successie van de vegetatie optreedt, waarbij vroege stadia in de vegetatiesuccessie worden vervangen door latere stadia. Bij een zoete uitgangssituatie (Flevoland / Oostvaardersplassen), of een zoute uitgangssituatie, met een snelle ontzilting (kwelder Lauwersmeer / Krammer Volkerak), gebeurt dit sneller dan bij een zoute uitgangssituatie, met een trage ontzilting (plaat Lauwersmeer / Krammer Volkerak). Omdat roofvogels van het open wetland-biotoop met name gebonden zijn aan vroege successiestadia, betekent dit dat aanvankelijk gunstige omstandigheden ontstaan, maar dat deze op den duur

Figuur 6.6

Indices van talrijkheid van een aantal karakteristieke broedvogels in het westelijk compartiment van het binnenkaadse deel van de Oostvaardersplassen in de periode 1987-94. Meerkoet (A.), Roerdomp (B.), Baardmannetje (C.). De index in het jaar met de hoogste dichtheid is op 100% gesteld (Beemster ongepubliceerd).



tie van 1976 leidde tot grote aantallen broedende Roerdompen (Dubbel-dam 1978).

In de pas geïnundeerde rietvegetaties kwamen hoge dichtheden van insecten voor, met name Chironomiden. Baardmannetjes, die zich in de jongenperiode vooral met Chironomiden voeden (Troost 1995), namen sterk in aantal toe (figuur 6.6.C).

De inundatie van 1991 is nog te kort van duur om conclusies te trekken omtrent de duurzaamheid van de hoge dichtheden van moerasvogels. Van de soorten in figuur 6.6 lijkt alleen de Meerkoet duidelijk over zijn maximum dichtheid heen te zijn. Globale inventarisaties voor en na de eerste inundatie (in 1976) wijzen er op, dat er toen na enkele jaren een afname van broedende moerasvogels optrad (Iedema en Kik 1986).

Aantalsveranderingen van roofvogels:

In de natte fase van het moeras zijn vogels de belangrijkste voedselbron voor roofvogels (Zijlstra 1987, Zijlstra p.m.). Veldmuizen zijn dan schaars (Beemster & Dijkstra 1991), en daarmee op Veldmuizen jagende roofvogels. De meest karakteristieke op vogels jagende roofvogels van het moeras zijn Bruine Kiekendief en Zeearend (van Rijn et al. 1995). De Oostvaardersplassen zijn het belangrijkste overwinteringsgebied van de Zeearend in Nederland (Sovon 1987, Zijlstra p.m.).

Zowel Bruine Kiekendief als Zeearend namen in aantal toe, nadat het waterpeil in 1976 was opgezet. Na een aantal jaren met meer overwinterende Bruine kiekendieven en Zeearenden, namen beide soorten vanaf het begin van de jaren 80 in aantal af (Zijlstra 1987, Zijlstra p.m.). De aanwezigheid van de Zeearend in Flevoland is gecorreleerd met het aanbod van ganzen en eenden (Zijlstra p.m.). Waarschijnlijk profiteerden beide soorten

van het toegenomen prooiaanbod als gevolg van de inundatie. De tweede inundatie (vanaf 1991) is van recente datum, waardoor het preciese effect op roofvogels nog onduidelijk is.

Samenvattend kan worden gezegd dat in de natte fase van het moeras het prooiaanbod voor roofvogels van het open wetlandbiotoop vooral bestaat uit vogels. Op vogels jagende roofvogels (Bruine Kiekendief en Zeearend) zijn het meest talrijk in de eerste jaren na een inundatie, daarna vindt een afname plaats. De verklaring hiervoor is waarschijnlijk gelegen in een hoger prooiaanbod.

6.4 Effecten van beweiding

In Nederlandse natuurgebieden is beweiding een veel gebruikte beheersvorm. Tot voor kort werd beweiding alleen toegepast in de vorm van seizoensbeweiding. Hierbij worden landbouwhuisdieren ingeschaard in het zomerhalfjaar, wanneer de vegetatie het meest produktief is. Seizoensbeweiding kan variëren van extensief tot intensief. Sinds enkele jaren worden steeds meer gebieden op een jaarrondbasis beweide, waarbij gebruik wordt gemaakt van winterharde en zelfredzame diertypen. Jaarrondbeweiding gebeurt noodgedwongen extensief, omdat het voedselaanbod in de winterperiode beperkend is. In dit hoofdstuk worden beide vormen van beweiding met elkaar vergeleken. Indien mogelijk wordt ook de optie "niets doen" in de vergelijking betrokken.

In de onderzoeksgebieden wordt de beheersvorm beweiding pas enkele jaren toegepast. Daarom is de uitgangssituatie nog van grote invloed op de samenstelling en structuur van de vegetatie, en daarmee op het prooiaanbod en het gebruik als jaag- en broedgebied door roofvogels. Grofweg bestaan er twee mogelijkheden:

1. Het in beweiding genomen gebied bevindt zich in een vroeg stadium van vegetatiesuccessie (grazige vegetatie, eventueel deels pioniervegetatie).
2. Het in beweiding genomen gebied bevindt zich in een later stadium van vegetatiesuccessie (Riet, Duinriet, ruigte, struweel).

Gebieden met vooral vroege stadia in de vegetatiesuccessie zijn zeer geschikt als jaaggebied en broedgebied voor roofvogels van het open wetlandbiotoop. Bij een beheer van "niets doen" vindt echter een natuurlijke successie van de vegetatie plaats en verliest het gebied op den duur zijn aantrekkelijkheid (cf. 6.2). De vraag is nu of het gebied door middel van beweiding interessant kan blijven voor roofvogels van het open wetlandbiotoop. Voorbeeldgebieden liggen zowel in de Oostvaardersplassen, als in de Lauwersmeer. Omdat de abiotische omstandigheden in beide gebieden sterk van elkaar verschillen, worden ze apart behandeld. Wanneer mogelijk worden de beheersvormen jaarrondbeweiding en seizoensbeweiding met elkaar vergeleken.

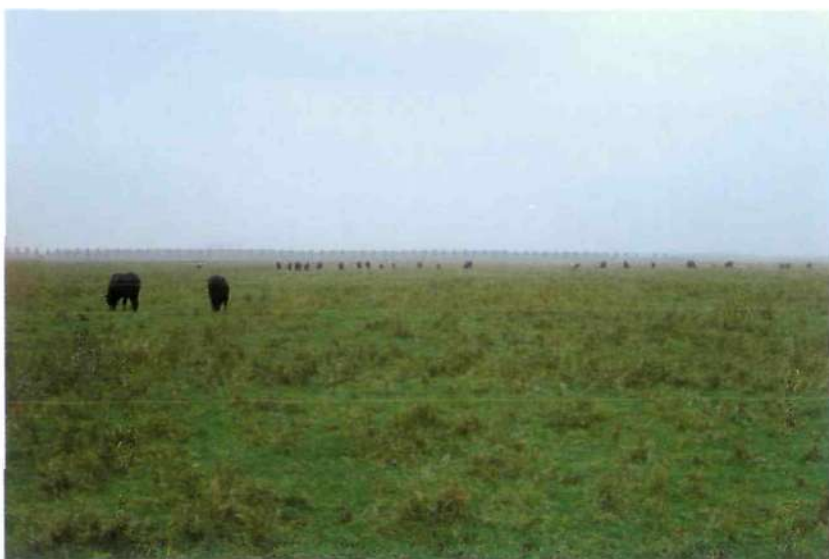
Gebieden met vooral latere stadia in de vegetatiesuccessie zijn in principe weinig geschikt als jaaggebied voor roofvogels van het open wetlandbiotoop. Vaak zijn ze ook een minder of ongeschikt broedgebied (cf. 6.2). Bij een beheer van "niets doen" vindt een ongestoorde successie van de vegetatie plaats, waardoor het gebied steeds minder interessant wordt voor deze roofvogels. Deze keer is het de vraag of beweiding de vegetatiesuccessie zodanig kan terugdringen dat een gebied weer interessant

.....
In tegenstelling tot bij seizoensbewei-
ding, varieert de structuur van de
vegetatie bij jaarrondbeweiding sterk in
de loop van het jaar. Oostvaardersplass-
sen Cz28. (foto's Nico Beemster)

juli 1990



oktober 1990



mei 1991



wordt (en blijft) voor roofvogels van het open wetland-biotop. Voorbeeldgebieden liggen in de Oostvaardersplassen, en betreffen zowel jaar-rondbeweiding als seizoensbeweiding.

6.4.1 Oostvaardersplassen: vroege successiestadia

Beweiding in de Oostvaardersplassen vindt onder andere plaats in gebieden die eerder in cultuur waren gebracht en landbouwkundig werden geëxploiteerd. Nadat gras was ingezaaid werd de vegetatie gewoonlijk twee maal per jaar gemaaid. Na enkele jaren werd vee ingeschaard. Hierdoor verkeerde het gebied bij de start van de beweiding in een vroeg stadium van vegetatiesuccessie. In deze paragraaf wordt een vergelijking gemaakt tussen droog grasland met jaarrondbeweiding, respectievelijk seizoensbeweiding. Vergelijking met een onbeweide controle was niet mogelijk.

In het westelijk deel van de Oostvaardersplassen liggen graslanden die sinds 1989 uitsluitend worden beheerd middels jaarrondbeweiding met Heckrunderen en Konikpaarden. In de jaren daarvoor werd tevens aanvullend gemaaid. De graslanden kunnen worden opgedeeld in de kavels Cz 27-28, 32 en de kavels Cz 29-30, Dz 8-10. De laatstgenoemde kavels zijn in principe iets minder droog. De graslanden vormen samen met het Stort één beweidingseenheid. In de loop van de periode 1989-93 vond meer dan een verdubbeling van het aantal Heckrunderen en Konikpaarden plaats. In 1993 was de veedichtheid op de graslanden ongeveer 0.8 GVE per hectare (T. Vulink p.m.).

In het oostelijk deel van de Oostvaardersplassen liggen graslanden waar het beheer in de periode 1991-93 bestond uit seizoensbeweiding met pinken en paarden. Het gaat om de kavels Ez 29-30. Graszaaai vond plaats in 1989 (Ez29) en 1990 (Ez30). In alle jaren was sprake van een hoge veedichtheid, gemiddeld 1.5 GVE per hectare.

Veranderingen in de vegetatie:

Het verloop van de structuur van de vegetatie over het jaar verschilt sterk tussen jaarrondbeweide en (intensief) seizoensbeweide graslanden (figuur 6.7). Op intensief seizoensbeweide graslanden was het vee in staat om de vegetatie in het groeiseizoen relatief kort te houden. Op jaarrondbeweide graslanden, met een lage veedichtheid, nam de structuur van de vegetatie in de loop van de zomer sterk toe. In vergelijking met seizoensbeweiding kwamen veel meer grassen tot bloei. In het najaar, wanneer de produktie van de vegetatie afneemt, was het vee in staat om de structuur van de vegetatie terug te dringen. Omdat het vee ook in de winterperiode aanwezig is, nam de structuur van de vegetatie in de loop van de winter verder af. In het voorjaar was de vegetatie daarom zeer kort.

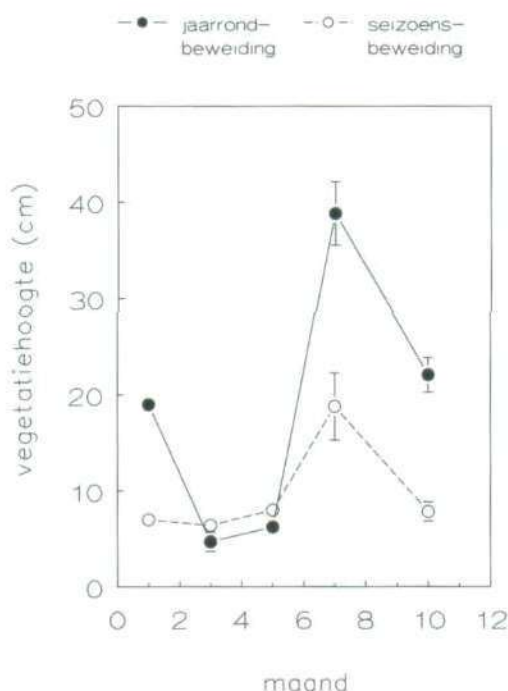
Dit is echter maar een deel van het verhaal. Bepaalde delen van het jaarrondbeweide grasland werden door het vee minder bezocht, met als gevolg dat in de loop van de periode 1989-93 plaatselijk een sterke verruiging optrad. Op Cz 27-28,32 ging het om ongeveer 40% van het totale oppervlak. Deze verruiging werd in het winterseizoen niet door het vee teruggedrongen.

Veranderingen in het voedselaanbod:

Het verloop van de veldmuisindex over het jaar verschilt sterk tussen jaarrondbeweide en (intensief) seizoensbeweide graslanden (figuur 6.8). Op seizoensbeweide graslanden was de veldmuisindex het gehele jaar laag. Op jaarrondbeweide graslanden, waar Veldmuizen werden gevangen in

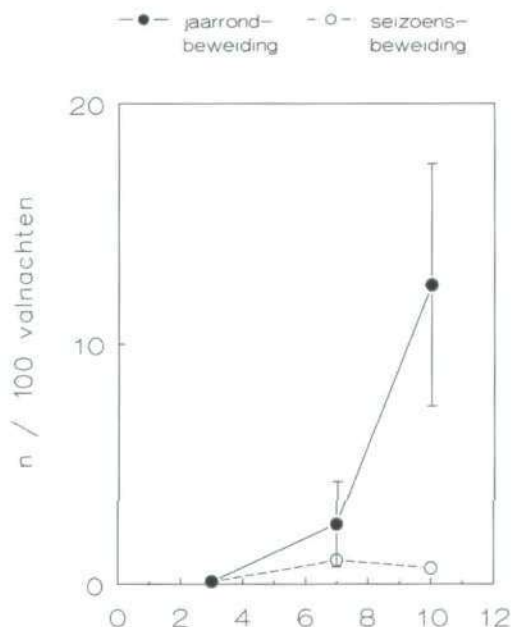
Figuur 6.7

Gemiddelde vegetatiehoogte (\pm s.f.) over het jaar in jaarrondbeweid droog grasland (Cz28, periode 1989-93) en seizoensbeweid droog grasland (Ez29, periode 1991-93). Oostvaardersplassen.



Figuur 6.8

Gemiddelde veldmuisindex (\pm s.f.) over het jaar, op jaarrondbeweid droog grasland (Cz28) en seizoensbeweid droog grasland (Ez29). Oostvaardersplassen, periode 1991-93; in juli 1993 werd geen census uitgevoerd. In beide gebieden werd in 2 vallinies gevangen.

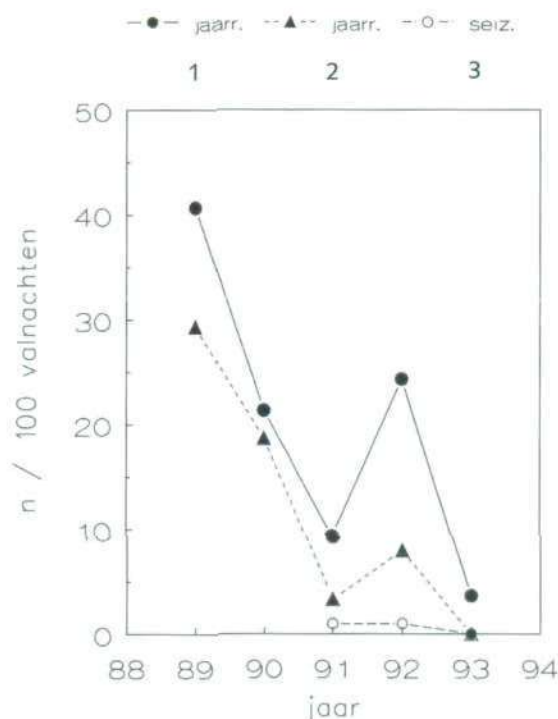


het gedeelte dat in de loop van de periode 1989-93 grazig bleef, nam de veldmuisindex in de loop van de zomer sterk toe, maar gedurende de winter weer sterk af. In het voorjaar lag de veldmuisindex op hetzelfde lage niveau als op seizoensbeweide graslanden.

Op seizoensbeweid droog grasland was de veldmuisindex vanaf het eerste jaar van beweiding laag (figuur 6.9). Blijkbaar komen Veldmuizen bij een veedichtheid van 1,5 GVE / hectare niet of nauwelijks tot een natuurlijke populatieopbouw. Op de jaarrondbeweide graslanden was de veldmuis-

Figuur 6.9

Veldmuisindex in oktober op jaarrondbeweid droog grasland (1.; Cz27-28,32; periode 1989-93), jaarrondbeweid minder droog grasland (2.; Cz29-30, Dz8-10; periode 1989-93) en seizoensbeweid droog grasland (3.; Ez29-30; periode 1991-93). Oostvaardersplassen.



index in het eerste jaar, waarin niet meer aanvullend werd gemaaid, zeer hoog. In de jaren daarna nam de veldmuisindex sterk af (figuur 6.9). De conclusie is dan ook gerechtvaardigd dat, ongeacht de beweidingvorm, na enkele jaren sprake is van een lage veldmuisdichtheid.

Klaarblijkelijk is het resterende grazige deel van het jaarrondbeweide grasland in de zomer en herfst een gunstig habitat voor Veldmuizen. In het voorjaar, wanneer grazige vegetaties ogen als biljartlakens, is dat echter niet het geval. De lage veldmuisindex in het voorjaar is mogelijk beperkend voor het bereiken van een hogere veldmuisindex in het zomerhalfjaar. We kunnen aannemen dat in de eerste jaren, waarin niet meer aanvullend werd gemaaid, op de verruigende delen in het voorjaar relatief veel muizen aanwezig waren; hier vandaan werden de grazige delen in de loop van het voorjaar bevolkt. In latere jaren werden de verruigende delen een steeds minder aantrekkelijk habitat, en was daarvan niet of nauwelijks meer sprake. Dit verklaart de afname van de veldmuisindex op de grazige delen in de loop van de periode 1989-93. De toename van de veedichtheid heeft het effect waarschijnlijk nog versterkt.

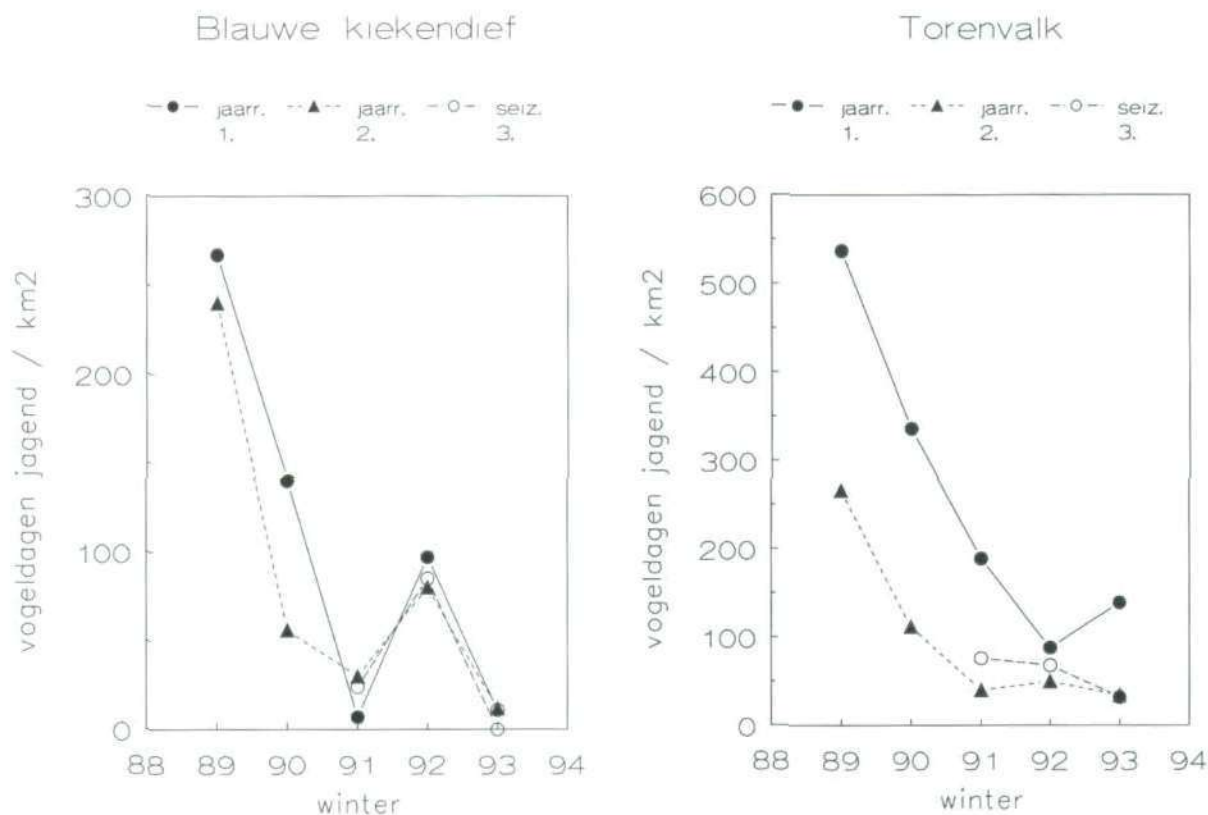
Op de droge graslanden, zowel jaarrondbeweid als seizoensbeweid, is het aanbod van prooivogels beperkt. De belangrijkste broedvogels zijn Veldleeuwerik en Graspieper (Beemster ongepubl.).

Aantalsveranderingen van roofvogels:

Op de droge graslanden fourageren vooral op Veldmuizen jagende roofvogels. De meest algemene soorten zijn Blauwe Kiekendief en Torenavalk. Op de jaarrondbeweide graslanden nam de aanwezigheid van deze soorten in de periode 1989-93 sterk af (figuur 6.10). Deze afname kan worden verklaard doordat het veldmuisaanbod verminderde (figuur 6.9). Op het seizoensbeweide grasland waren de dichtheden van Blauwe Kiekendief en Torenavalk vanaf het begin van de beweiding laag, omdat het aanbod van Veldmuizen beperkt was.

Figuur 6.10

Aantalsveranderingen van de Blauwe Kiekendief en de Torenvalk op jaar-
rondbeweid droog grasland
(1. Cz27-28,32; periode 1989-93),
jaarrondbeweid minder droog grasland
(2. Cz29-30, Dz8-10; periode 1989-93)
en seizoensbeweid droog grasland
(3. Ez29-30; periode 1991-93).
Oostvaardersplassen.



6.4.2 Lauwersmeer: vroege successiestadia

Een deel van de centrale platen in de Lauwersmeer worden vanaf 1982 beheerd middels seizoensbeweid. Bij de start van beweiding bevonden de platen zich in een vroeg stadium van vegetatiesuccessie. Grazige vegetaties domineerden het landschap; pioniervegetaties van zout milieu waren nog ruimschoots aanwezig. Op de hogere delen van de platen namen Riet, Duinriet en struweel een beperkt oppervlak in beslag.

De beweidde platen bestaan uit een aantal beweidingseenheden, waarvan de belangrijkste zijn: Schildhoek / Pampusplaat (pinken), Zuidelijke Ballastplaat (paarden) en Rug (pinken). In vergelijking met graslanden in de Oostvaardersplassen is de beweiding relatief extensief (tussen 0.3 en 1.0 GVE / hectare). In de eenheid Schildhoek / Pampusplaat was de veedichtheid vanaf 1987 verlaagd (figuur 6.11).

Veranderingen in de vegetatie:

De start van de beweiding in 1982 leidde tot grote veranderingen in de samenstelling en de structuur van de vegetatie. Rietvegetaties, die met name op de hogere delen van de platen tot ontwikkeling waren gekomen,

Op het hoge deel van de beweidings-
eenheid Schildhoek (Lauwersmeer),
vond vanaf de tweede helft van de
jaren 80 een sterke verruiging van de
vegetatie plaats (foto's Nico Beemster).

najaar 1986



najaar 1988

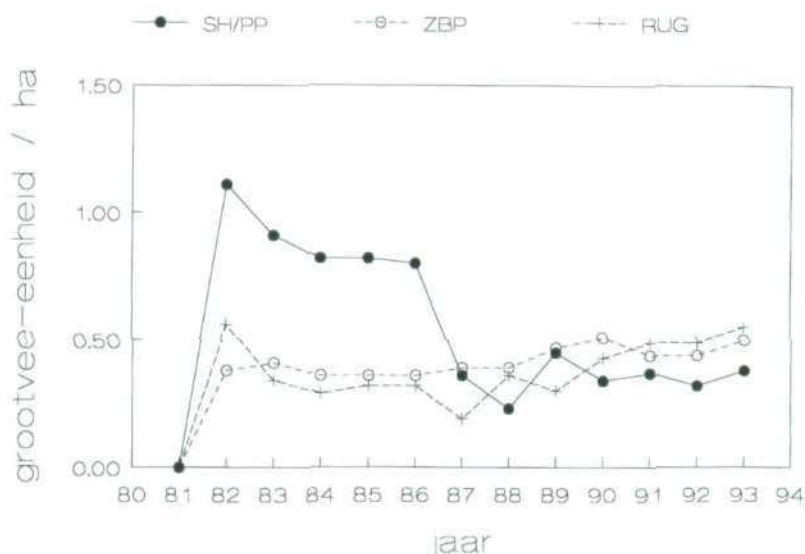


najaar 1991



Figuur 6.11

Veedichtheden op de centrale platen in de Lauwersmeer in de periode 1981-93. Beweidingseenheden Schildhoek / Pampusplaat, Zuidelijke Ballastplaat en Rug.

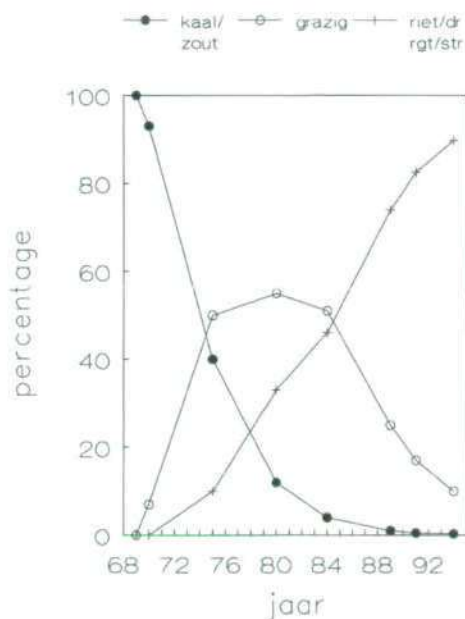


werden tijdens de eerste jaren van beweiding sterk ingekort (figuur 6.13). Grazige vegetaties werden weer aspectbepalend. De aar-dichtheid van bloeiende grassen nam sterk af. De structuur van rietkragen langs de oevers werd gereduceerd; plaatselijk verdwenen rietkragen geheel (cf. Beemster et al. 1989). In z'n algemeenheid nam de openheid van het landschap sterk toe (figuur 6.12).

In de tweede helft van de jaren tachtig vond een kentering in de vegetatieontwikkeling plaats. Evenals op de platen met een natuurlijke successie van de vegetatie, vond ook op de beweidde platen een ontzilting van de bodem plaats. Werde deze in eerste instantie door het beweidingsbeheer vertraagd, in de tweede helft van de jaren 80 zette ontzilting sterk door. Als gevolg daarvan werden de resterende, laagproductieve, pioniervegetaties van zout milieu op de lagere plaatdelen (beneden -25 cm NAP), vervangen door hoogproductieve grazige vegetaties (cf. Beemster 1994). Mogelijk nam de produktie van de vegetatie ook toe door toevoer van nutriënten, via neerslag en inundatie van boezemwater. Het vee reageerde hierop door zich meer en meer te concentreren op de grazige vegetaties op de lagere plaatdelen. De hogere plaatdelen (boven - 25 cm NAP), met een gemiddeld lichtere bodem en daardoor een lagere produktie van de vegetatie, werden steeds minder bezocht. Op de Schildhoek / Pampusplaat werd het effect versterkt, doordat de veedichtheid vanaf 1987 structureel werd verlaagd (figuur 6.11). In de jaren 90 werden de hogere plaatdelen niet of nauwelijks meer door het vee bezocht. Als gevolg van het verminderde veebezoek vond een verruiging van de vegetatie plaats. Riet werd de dominerende plantesoort. Op het hoge deel van de Schildhoek nam de rietstengellengte sneller toe dan op het middenhoge deel (figuur 6.13). Ook oevervegetaties werden minder intensief door het vee bezocht en konden zich herstellen. De lagere plaatdelen behielden voorts hun open karakter. Op de hogere delen van de noordelijke beweidde platen (met een lager lutumpercentage in de bodem) vond vanaf 1987 een uitbreiding van Kruipwilg plaats; klaarblijkelijk ook een effect van de veroudering van het habitat. Kruipwilg wordt niet of nauwelijks door het vee begraasd. In z'n algemeenheid nam de openheid van de beweidde platen vanaf de tweede helft van de jaren 80 sterk af.

Figuur 6.12.A

Ontwikkeling van de vegetatie op platen in de Lauwersmeer met een natuurlijke successie van de vegetatie in de periode 1969-94.

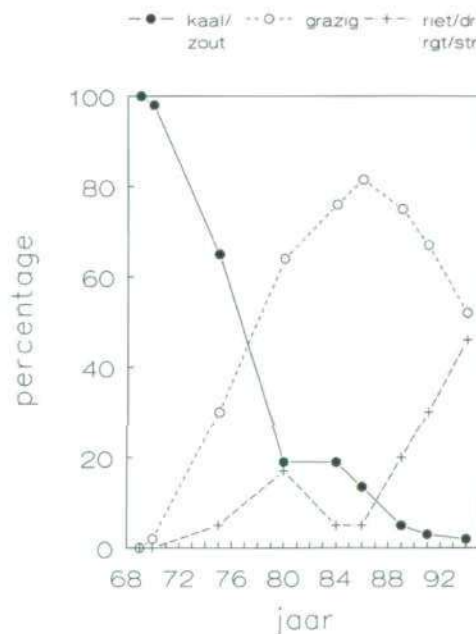


Figuur 6.12.B

Ontwikkeling van de vegetatie op platen in de Lauwersmeer met seizoensbeweiding (sinds 1982) in de periode 1969-94.

Bronnen: Van Eerden pers. med., Reitsma 1981, Meetkundige dienst Rijkswaterstaat (1986, 1992), eigen waarnemingen.

- onbegroeid / pioniervegetatie van zout milieu
- grazige vegetatie
- + Riet, Duinriet, ruigte, struweel

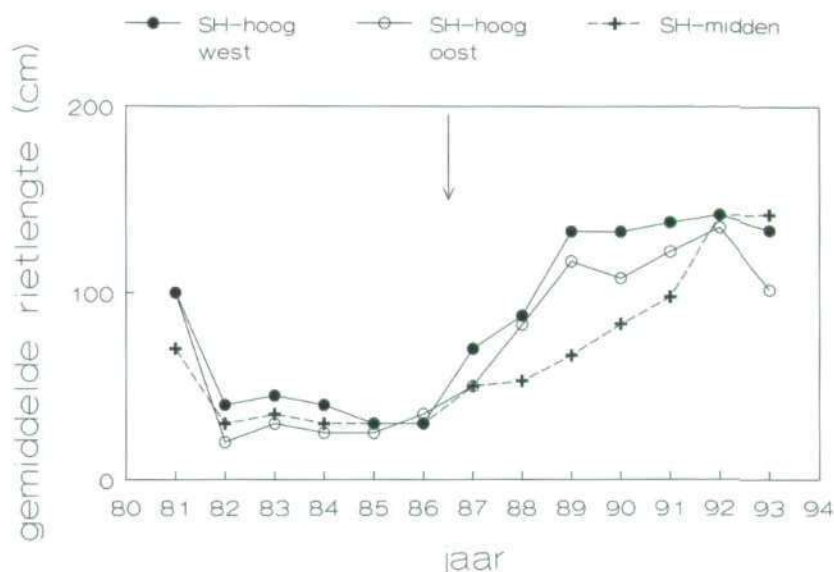


Veranderingen in het voedselaanbod:

Op de beweede platen van de Lauwersmeer komen belangrijke aantallen Veldmuizen alleen voor op de hogere delen (boven 25 cm - NAP). Op de lagere delen wordt het voorkomen waarschijnlijk beperkt door de algehele vochtigheid van het terrein en de regelmatig optredende overstromingen (Beemster et al. 1989). Ook op de hogere delen van de platen staat het grondwater een belangrijk deel van het winterhalfjaar tot aan het maai-veld. Veldmuizen kunnen dan niet ondergronds verblijven en overleven in bovengrondse grasnestjes. Een gestructureerde vegetatie is daarom een voorwaarde om de winter te overleven. Vanaf 1984 worden op het hoge deel (boven NAP) en het middenhoge deel (tussen NAP en -25 cm NAP) van de Schildhoek jaarlijks muizen gevangen. In de periode 1984-86 was

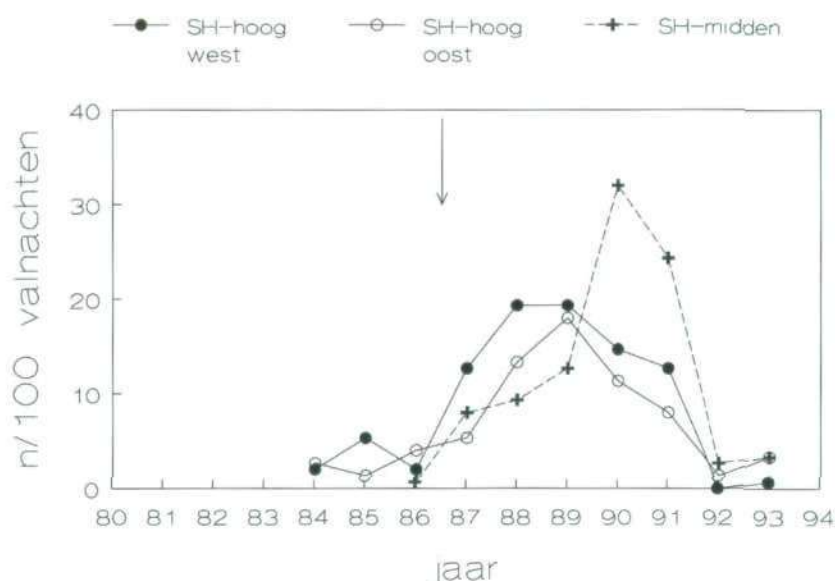
Figuur 6.13

Gemiddelde rietstengellengte in oktober op het hoge deel (boven NAP) en middenhoge deel (boven -25 cm NAP) van de Schildhoek in de periode 1981-93. Lauwersmeer. Metingen werden uitgevoerd in de muizenvelden uit figuur 6.14. De pijl geeft het tijdstip aan waarop de veedichtheid werd verlaagd (vgl. 6.11).



Figuur 6.14

Veldmuisindex in oktober op het hoge deel (boven NAP) en het middenhoge deel (boven -25 cm NAP) van de Schildhoek in de periode 1984-93. Op het middenhoge deel werden pas vanaf 1986 muizen gevangen. De pijl geeft het tijdstip aan waarop de veedichtheid werd verlaagd (vgl. 6.11).

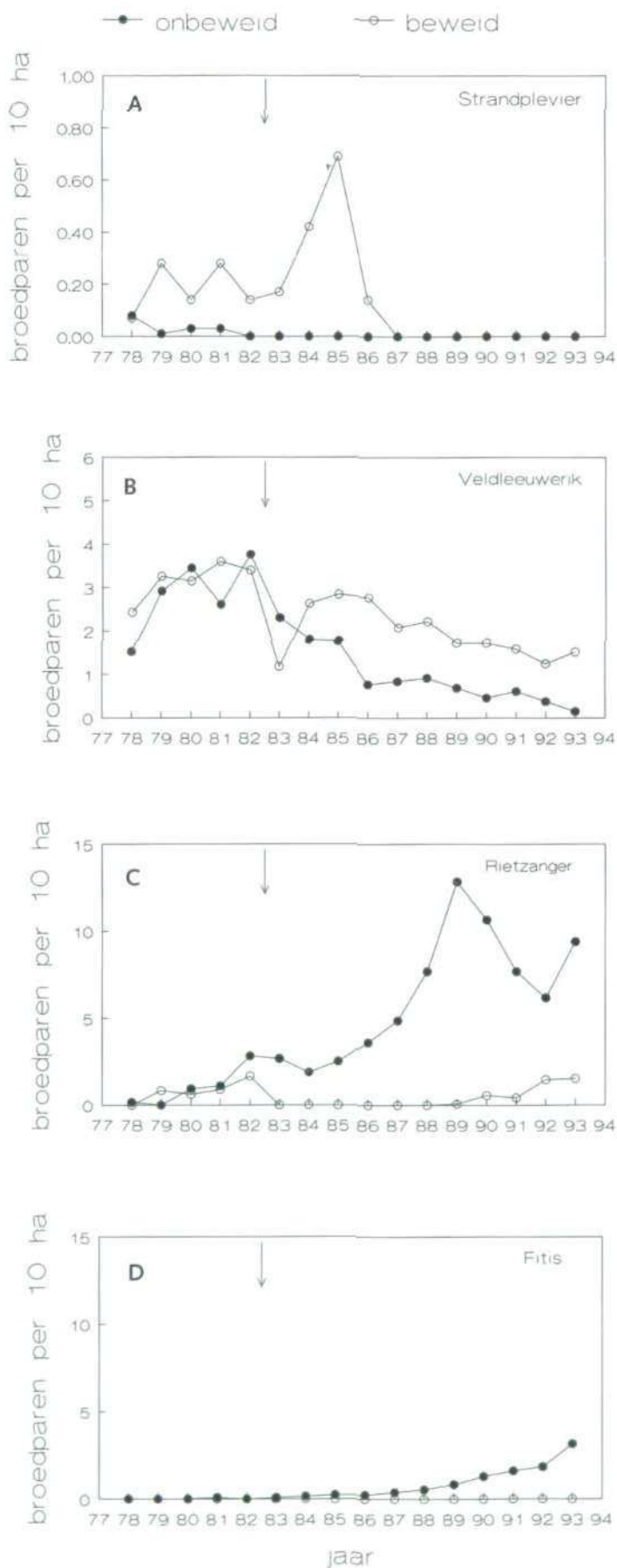


de gemiddelde veedichtheid relatief hoog (gemiddeld 1.0 GVE / hectare) en was de vegetatie op de hogere delen tamelijk kortgrazig (figuur 6.13). De veldmuisindex was laag (figuur 6.14). Vanaf 1987 was de gemiddelde veedichtheid veel lager (gemiddeld 0.3 - 0.4 GVE / hectare). In de verruigende graslanden op de hogere plaatdelen werden over een periode van 5 jaar hoge veldmuisindices vastgesteld. Toen waren de graslanden zodanig verruigd, dat het veldmuisaanbod afnam. In 1992 en 1993 was de veldmuisindex laag. De hoge delen verruigden sneller dan de middenhoge delen (figuur 6.13); waarschijnlijk daarom bereikten Veldmuizen hier eerder hun maximum dichtheid.

De broedvogelbevolking op de beweide platen ging in de loop der jaren sterk verschillen van die op de platen met een natuurlijke successie van de vegetatie. Ook nu worden veranderingen in de broedvogelbevolking weer geschetst aan de hand van het aantalsverloop van een aantal kensoorten (figuur 6.15). De Strandplevier is één van de meest karakteristieke broed-

Figuur 6.15

Aantalsontwikkeling van Strandplevier (A; kensoort pioniervegetatie van zout milieu), Veldleeuwerik (B; kensoort van grazige vegetatie), Rietzanger (C; kensoort van rietvegetatie) en Fitis (D; kensoort van (jong) bos) op platen met een natuurlijke successie van de vegetatie, respectievelijk platen met een beheer van seizoensbeweiding (sinds 1982). Lauwersmeer, periode 1978-93. Dichtheden op de platen met een natuurlijke successie van de vegetatie zijn gebaseerd op: de zuidelijke platen als geheel (1160 ha; Strandplevier), het proefgebied Sennerplaat (130.3 ha; Veldleeuwerik en Fitis) of een deel van het proefgebied Sennerplaat (63.8 ha; Rietzanger). Dichtheden op platen met seizoensbeweiding (sinds 1982) zijn gebaseerd op het proefgebied Schildhoek (144.3 ha). De pijl geeft het tijdstip aan waarop begrazing werd gestart (vgl. 6.11).



vogels van pioniervegetaties van zout milieu. Na de start van de beweiding nam het aantal broedparen kortstondig toe, om vervolgens scherp af te nemen (figuur 6.15.A). Het laatste broedgeval vond plaats in 1985. Pioniervegetaties van zout milieu waren toen nog ruimschoots aanwezig; blijkbaar is de Strandplevier niet bestand tegen beweiding. Het voorkomen van de Veldleeuwerik is beperkt tot grazige vegetaties. Op de platen met een natuurlijke successie van de vegetatie nam het aantal broedparen daarom in de loop van de jaren 80 en 90 sterk af. Op de beweidde platen konden Veldleeuweriken zich aanvankelijk handhaven op het niveau van voor de start van de beweiding. Vanaf het midden van de jaren 80 vond echter een afname van het aantal broedparen plaats (figuur 6.15.B). Deze was het gevolg van de verruiging van de hogere delen van de platen. Doordat de structuur van riet- en duinrietvegetaties door beweiding werd gereduceerd, verdween de Rietzanger aanvankelijk als broedvogel (figuur 6.15.C). Toen rietvegetaties zich vanaf de tweede helft van de jaren 80 konden herstellen, keerde de Rietzanger als broedvogel terug. De Fitis, kenmerkend voor jong bos, broedde tot nu toe niet op de zuidelijke beweidde platen (figuur 6.15.D). Op de noordelijke beweidde platen broedt de soort (met name) in Kruipwilgstruweel.

Aantalsveranderingen van roofvogels:

In de eerste jaren van de beweiding werden de hogere delen van de platen kort afgegrasd en was de veldmuisindex laag. Op Veldmuizen jagende roofvogels, zoals Blauwe kiekendief en Torenvalk, waren daarom niet algemeen (figuur 6.16 A. en B.). Pas toen in de tweede helft van de jaren 80, de hogere delen van de platen verruigden, nam de veldmuisindex toe, en kwamen hogere dichtheden van op Veldmuizen jagende roofvogels voor. Met de verdergaande successie van de vegetatie nam de veldmuisindex weer af, en werden op Veldmuizen jagende roofvogels minder algemeen.

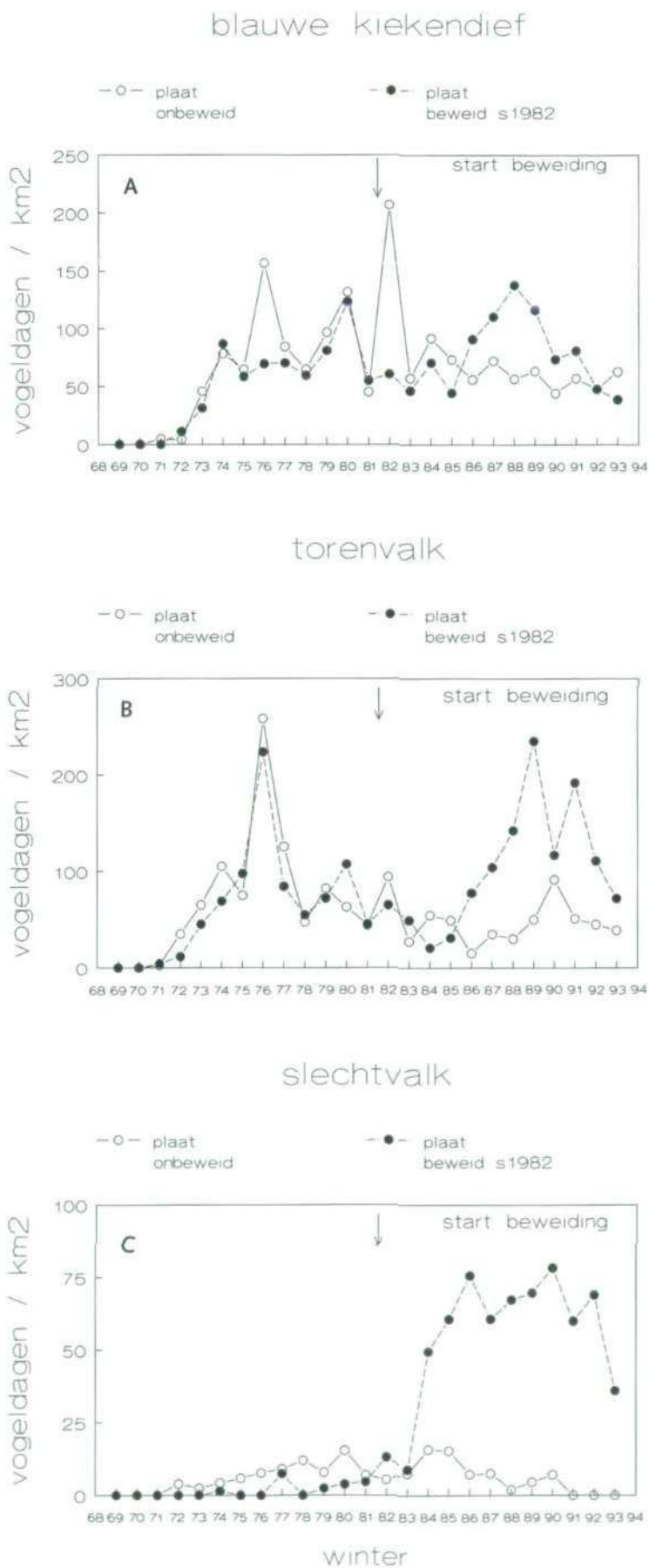
De op vogels jagende Slechtvalk nam kort na de start van de beweiding sterk in aantal toe (figuur 6.16.C.). In de periode 1984/85 - 1992/93 waren Slechtvalken talrijk; daarna vond een afname plaats.

Individuele Slechtvalken kunnen worden herkend aan hun ruiveren. Door systematisch ruiveren te zoeken kon de aanwezigheid van individuele vogels over de jaren worden gekwantificeerd. In de periode 1984/85 - 1994/95 ging het in totaal om negen verschillende vogels, die één of meerdere seizoenen in de Lauwersmeer overwinterden (Beemster & van Eerden ongepubl.). Vaak kwamen individuele Slechtvalken jaar na jaar terug naar hetzelfde territorium. Acht van de negen vogels vestigden zich in de periode tot en met 1987/88. Daarna vond nog één vestiging plaats (in 1990/91). Vanaf 1988/89 bleven steeds meer territoria onbezet.

De gegevens wijzen er op, dat de beweidde platen vooral in de eerste jaren na de start van de beweiding een gunstig overwinteringsgebied voor Slechtvalken waren. Deze periode werd gekenmerkt door een grote openheid van het platengebied. Een andere factor die de afname van het aantal overwinterende Slechtvalken mogelijk verklaart is een afname van het prooiaanbod. Vanaf de tweede helft van de jaren 80 nam het prooiaanbod voor Slechtvalken (middelgrote vogels) waarschijnlijk geleidelijk af. Deze gegevens werden tot nu toe niet geanalyseerd. Mogelijk speelde ook interspecifieke concurrentie met de Havik en rol. De Havik vestigde zich in het eind van de jaren tachtig als overwinteraar in het gebied, en vanaf 1993 ook als broedvogel (Beemster 1994). Slechtvalk en Havik bejagen dezelfde prooigroepen (Cramp & Simmons 1979), en zijn daarom mogelijk concurrenten.

Figuur 6.16

Aantalsveranderingen van Blauwe kiekendief (A.), Torenvalk (B.) en Slechtvalk (C.) op platen met een natuurlijke successie van de vegetatie, respectievelijk platen met een beheer van seizoensbeweiding (sinds 1982) in de periode 1969/70 - 1993/94. Lauwersmeer.



6.4.3 Oostvaardersplassen: late successiestadia

In het buitenkaadse deel van de Oostvaardersplassen liggen een aantal gebieden, waar tot in de jaren 80 een natuurlijke successie van de vegetatie plaatsvond (Stort en Beemddlanden). In beide gebieden bestond de vegetatie voor de start van de beweiding uit een afwisseling van Riet, ruigte en struweel. Op het Stort was het aandeel ruigte aanzienlijk, als gevolg van de aanwezigheid van voormalige stortgronden; in de Beemddlanden waren ruigtevegetaties beperkt tot kavelsloten.

Op het grootste deel van het Stort vond vanaf 1984 jaarrondbeweiding met Heckrunderen plaats, vanaf 1986 aangevuld met Konikpaarden. Een klein oppervlak bleef onbeweid (een deel van Dz 17/124). De Heckrunderen verblijven bij voorkeur op de naast het Stort gelegen graslanden; de Konikpaarden brengen hier zelfs al hun tijd door (Vulink 1989). De veedichtheid op het Stort is daarom zeer laag. Heckrunderen bezoeken het Stort vooral in het vroege voorjaar en concentreren zich dan in de ruigtevegetaties (Vulink 1989).

Op een klein deel van de Beemddlanden (Ez 137) vond vanaf 1983 een proef met seizoensbeweiding plaats (met pinken). In de periode 1983-87 was sprake van een intensieve beweiding; de veedichtheid was gemiddeld 2 GVE per hectare. Vanaf 1988 werd de veedichtheid verlaagd tot 0.6 GVE per hectare. Het grootste deel van de Beemddlanden bleef echter tot en met 1989 onbeweid; in 1990 en 1991 vond seizoensbeweiding plaats, vanaf 1992 jaarrondbeweiding. In de periode tot en met 1989 wordt het gebied wordt daarom als onbeweide controle gebruikt. Met betrekking tot de veldmuisindex gebeurt dat ook voor de periode 1990-93; in de muizenraai werden nauwelijks beweidingseffecten vastgesteld.

Veranderingen in de vegetatie:

Op het Stort vond de afgelopen jaren een sterke toename van het struweel plaats; in het onbeweide deel, maar ook in het jaarrondbeweide deel. De samenstelling van de vegetatie in beide delen komt sterk overeen. Jaarrondbeweiding heeft de verbossing niet kunnen stoppen.

Op Ez 137 (Beemddlanden) werd droog rietland, onder invloed van intensieve seizoensbeweiding in de periode 1983-87, omgevormd in grazige ruigte (vooral bestaande uit Brandnetel en Ruw beemdgras); het struweel werd teruggedrongen. De verlaging van de veedichtheid (sinds 1988) had tot gevolg, dat de vegetatie in de loop van de periode 1989-93 geleidelijk meer gestructureerd raakte. In onbeweid droog rietland bleef de dominantie van Riet gehandhaafd.

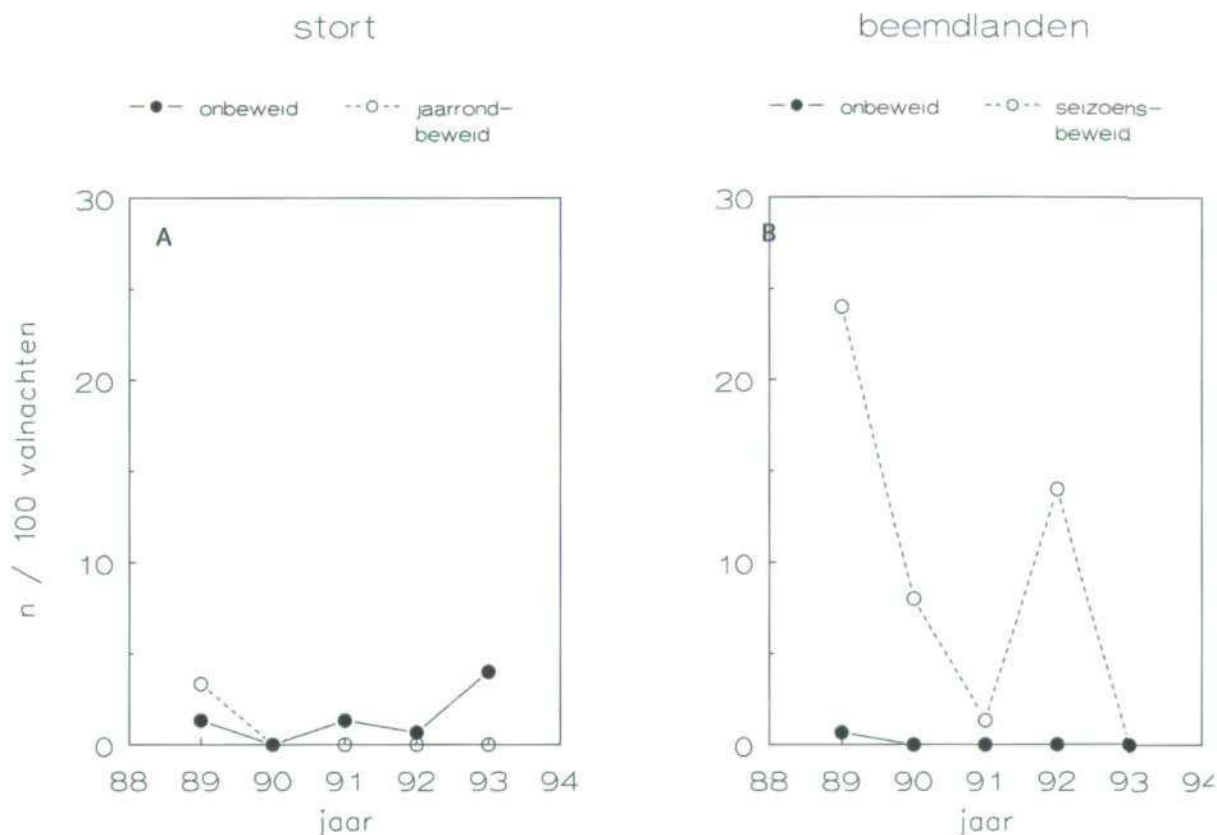
Veranderingen in het voedselaanbod:

Op het Stort waren eventuele effecten van beweiding met name te verwachten in de ruigtevegetaties. Muizenvangsten vonden daarom in dit vegetatietype plaats. Zowel in onbeweide als jaarrondbeweide ruigte waren de dichtheden van Veldmuizen laag (figuur 6.17.A).

In de Beemddlanden werden muizen gevangen in (voormalige) rietvegetaties. In onbeweid rietland was de veldmuisindex zeer laag; in rietland dat door middel van intensieve seizoensbeweiding was omgevormd tot grazige ruigte (Ez 137) waren Veldmuizen in de meeste jaren vrij talrijk (figuur 6.17.B). In de loop van de periode 1989-93 nam de veldmuisindex echter geleidelijk af. Mogelijk houdt deze afname verband met de geleidelijke structurering van de vegetatie, na de verlaging van de veedichtheid in 1988. Het is waarschijnlijk dat de veldmuisindex in de jaren met een hoge veedichtheid (1983-87) lager was dan in de beste jaren van de periode 1989-93.

Figuur 6.17

De veldmuisindex op het Stort (A; ruigte onbeweid, respectievelijk jaarrondbeweid) en de Beemdlanden (B; riet onbeweid, respectievelijk seizoensbeweid) in oktober. Oostvaardersplassen, periode 1989-93.



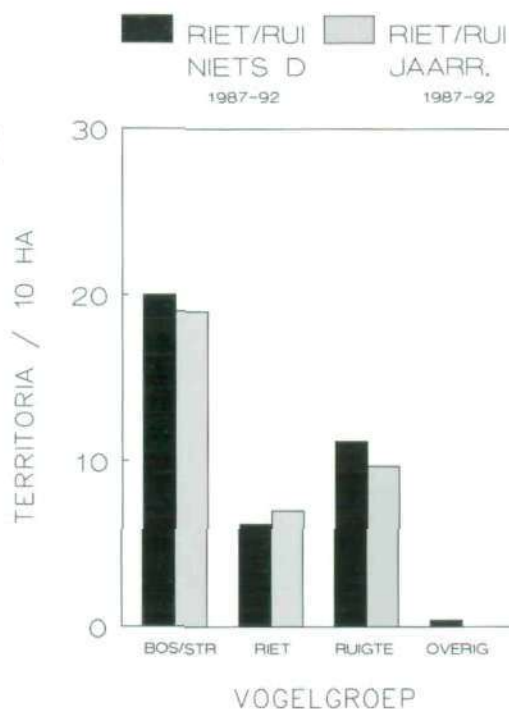
In het buitenkaadse deel van de Oostvaardersplassen werden in de periode 1987-92 broedvogels gekarteerd (cf. Beemster 1992). Op het Stort kwam de broedvogelbevolking in een onbeweid en jaarrondbeweid proefgebied sterk overeen (figuur 6.18.A). In beide gebieden overheersten soorten van bos en struweel. Broedvogels van riet en ruigte waren minder algemeen. Soorten van vroege successiestadia ontbraken.

In de Beemdlanden verschilde de broedvogelbevolking in het onbeweide proefgebied sterk van die in het seizoensbeweide proefgebied (figuur 6.18.B.). Onder invloed van beweiding waren broedvogels van bos / struweel en Riet vrijwel verdwenen. Ondanks het feit dat ruigtevegetaties zich na het starten van beweiding sterk konden uitbreiden, was de dichtheid van ruigtesoorten gelijk. De beweiding leidde niet tot vestiging van broedvogels van vroege successiestadia.

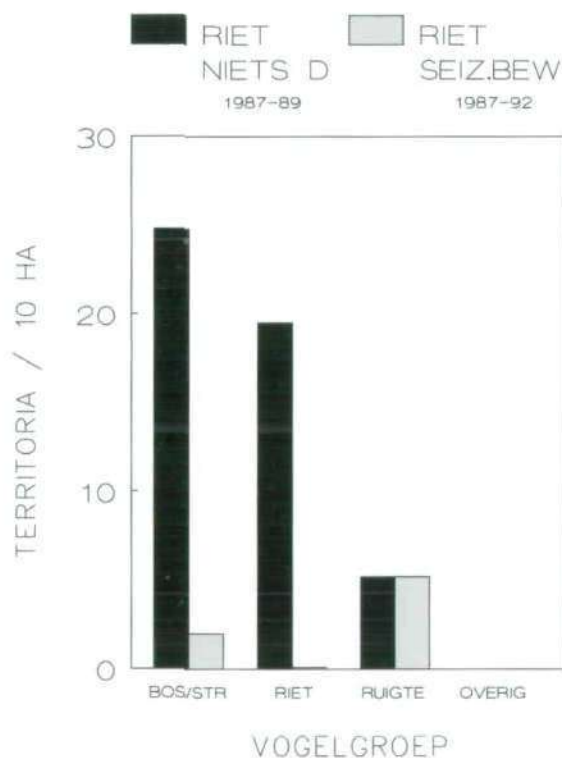
Aantalsveranderingen van roofvogels:

Jaarrondbeweiding op het Stort bracht geen verandering in het prooiaanbod voor roofvogels van het open wetlandbiotoop. Het voedselaanbod van zowel Veldmuizen, als vogels van vroege successiestadia, bleef laag. Roofvogels van het open wetlandbiotoop namen daarom in de loop van de jaren 80 en het begin van de jaren 90 in aantal af (van Rijn et al.

Figuur 6.18.A
Gemiddelde dichtheden van (broed)-vogelgroepen in proefgebieden op het Stort, met een beheer van respectievelijk "niets doen" en jaarrondbeweiding. Oostvaardersplassen, periode 1987-92.



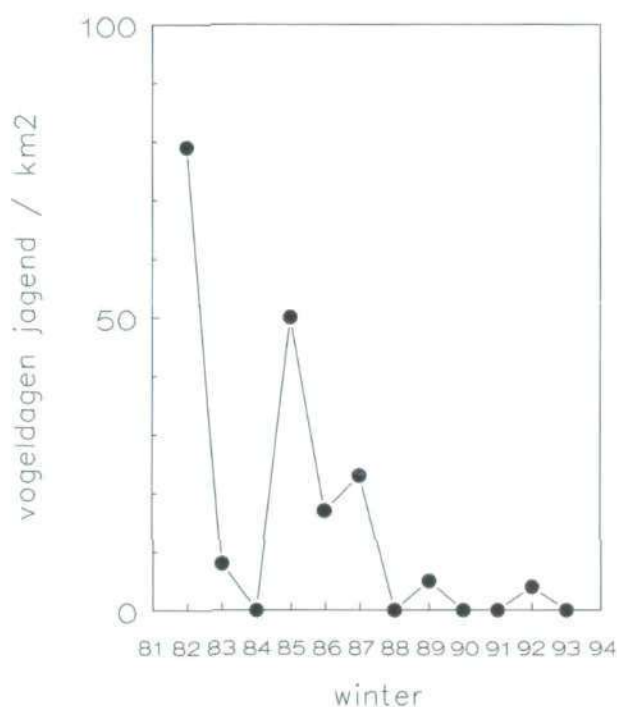
Figuur 6.18.B
Gemiddelde dichtheden van (broed)-vogelgroepen in proefgebieden in de Beemddlanden, met een beheer van respectievelijk "niets doen" en seizoensbeweiding. Oostvaardersplassen, periode 1987-89, respectievelijk 1987-92.



1995). De Blauwe Kiekendief is hiervan een goed voorbeeld (figuur 6.19). Het Stort is nu met name geschikt voor roofvogels van half gesloten landschappen (Havik, Sperwer, Buizerd). Intensieve seizoensbeweiding in een deel van de Beemddlanden (Ez137) had tot gevolg dat het aanbod van Veldmuizen, in ieder geval tijdelijk, hoog was. Het aanbod van vogels bleef laag. Vanwege de geringe opper-

Figuur 6.19

Aantalsverandering van Blauwe kiekendief op het Stort (Oostvaardersplassen) in de periode 1982/83 - 1993/94.



vlakke (12.3 ha), was het niet mogelijk om voor Ez137 een betrouwbare roofvogeldichtheid te berekenen. Op basis van de veldmuis-index mag verwacht worden dat het gebied regelmatig een gunstig jaaggebied voor op Veldmuizen jagende roofvogels was.

Samenvattend kan worden gesteld dat bij intensieve beweiding, zoals op Ez 29/30 (Oostvaardersplassen) in de periode 1991-93, of op de Schildhoek (Lauwersmeer) in de periode 1982-86, hogere veldmuisdichtheden niet tot ontwikkeling kunnen komen. Als gevolg hiervan blijven dichtheden van op muizen jagende roofvogels laag. Bij extensieve beweiding, die de successie afremt maar niet stopt, zoals in het westelijk deel van de Oostvaardersplassen in de periode 1989-93, of op de Schildhoek in de periode 1987-94, ontstaan voor enkele jaren hoge dichtheden van Veldmuizen. Ongeacht het type beweiding (jaarrond- of seizoenbeweiding) neemt na enkele jaren het aanbod van Veldmuizen af. Deze gebieden zijn daarom slechts tijdelijk een gunstig jaaggebied voor op muizen jagende roofvogels.

6.5 Cultuurgebieden

Veel roofvogels kenmerkend voor het open wetland-biotop jagen voor een niet onbelangrijk deel in cultuurgebieden. Daarom is onderzocht onder welke omstandigheden hoge dichtheden van roofvogels voorkomen. Dit blijkt het geval te zijn wanneer een eenmalige ingreep gevolgd wordt door "niets doen" of het landgebruik na de ingreep beperkt blijft tot het regelmatig maaien van het gewas.

6.5.1 Een ingreep, gevolgd door "niets doen"

Voorbeelden van een dergelijke ingreep zijn de inplant van jong bos en de braaklegging van landbouwgebieden.

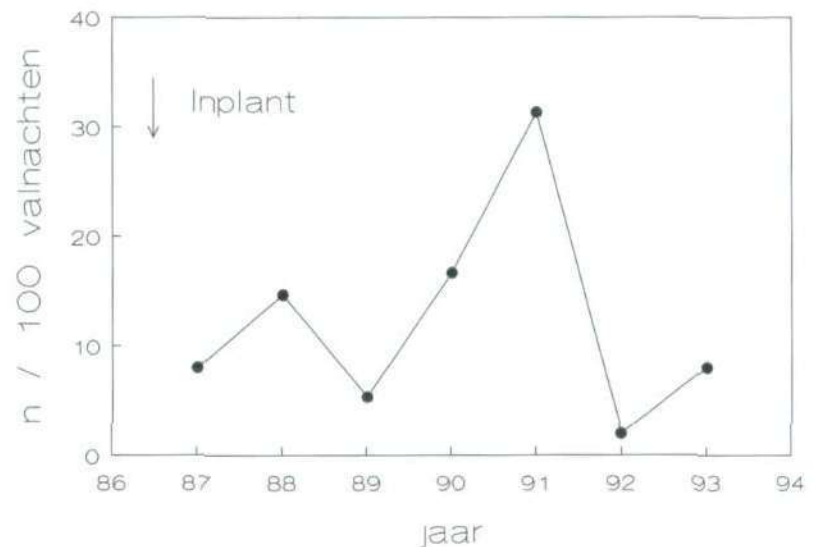
Veranderingen in de vegetatie:

Na een eenmalige ingreep treedt een successie van de vegetatie op, vergelijkbaar met die op drooggevalen gronden. Omdat in cultuurgebieden gewoonlijk drainagestelsels aanwezig zijn, verloopt de vegetatiesuccessie snel. In het eerste jaar zijn pioniervegetaties van zoet milieu dominant aanwezig. Daarna volgen grazige vegetaties en ruige grassen (cf. tabel 6.1). In jong bos neemt in de loop der jaren de beschaduwing door bomen en bladafval toe. Op zwaardere gronden gebeurt dat eerder dan op lichte gronden.

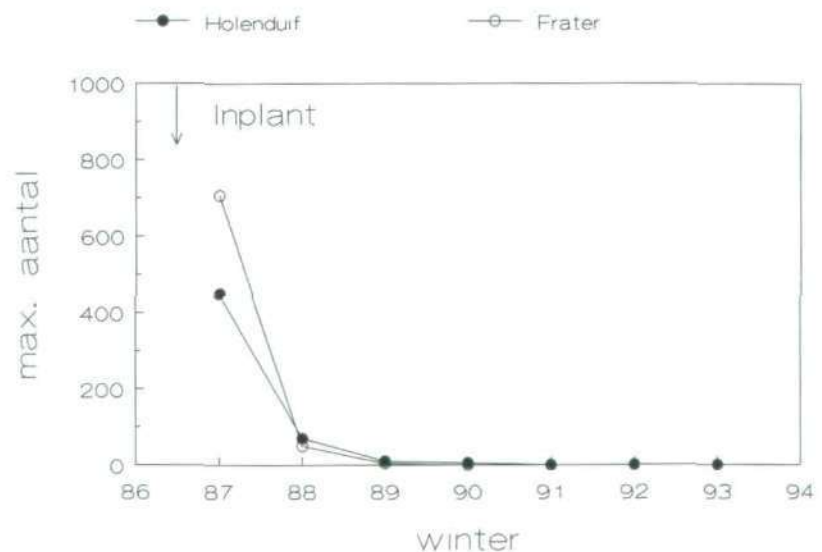
Veranderingen in het voedselaanbod:

In jong bos kunnen hoge dichtheden van Veldmuizen en zaadetende vogels voorkomen (figuur 6.20 A en B). Het voorkomen van zaadetende vogels is verbonden met de aanwezigheid van pioniervegetaties van zoet milieu. In het Vlinderbalgbos (Lauwersmeer) waren Holenduiven en Fraters daarom alleen talrijk in de eerste winter na de inplant (figuur 6.20.B). Eenzelfde ontwikkeling als in jonge bosaanplant is bekend van braakliggende landbouwgronden.

Figuur 6.20.A
Veldmuisindex in oktober als functie van de leeftijd van de bosaanplant. Vlinderbalgbos, Lauwersmeer 1987-93.



Figuur 6.20.B
Maximum aantal Holenduiven, respectievelijk Fraters (beide zaadetende vogels) per winter als functie van de leeftijd van de bosaanplant. Het maximum is gebaseerd op maandelijkse tellingen. Vlinderbalgbos, Lauwersmeer 1987-93.



Aantalsveranderingen van roofvogels:

In het Vlinderbalgbos nam de aanwezigheid van op Veldmuizen jagende roofvogels in de loop der jaren af. Het maximum aantal Torenvalken verminderde van zes in de eerste winter naar een in de zevende winter. Op vogels jagende roofvogels (Slechtvalk en Smelleken) waren vooral in de eerste winter na de inplant aanwezig, toen Holenduiven en Fraters talrijk waren.

6.5.2 Een ingreep, gevolgd door het regelmatig maaien van het gewas

Met betrekking tot deze ingreep gaat het vooral om landbouwgewassen (gras, lucerne, koolzaad, graan). Gras en lucerne worden gewoonlijk enkele jaren achtereenvolgend op hetzelfde perceel verbouwd; voor koolzaad en graangewassen is dat één jaar.

Gras wordt meestal geteeld om graszaad te oogsten. Op kavels in de Oostvaardersplassen vond inzaai van een grasmengsel plaats, als voorbereiding op het beweidingsbeheer. Voor de start van de beweiding werd het gras, één of twee jaar lang, twee maal per jaar gemaaid. In de Marnewaard (Lauwersmeer) wordt het gras vanaf 1985 één of twee maal per jaar gemaaid, om het gebied geschikt te houden voor militaire activiteiten. Lucerne is een gewas dat verwerkt wordt tot veevoer. Het gewas wordt twee of drie maal per jaar gemaaid.

Koolzaad en graangewassen worden in het nazomer geoogst. Koolzaadstoppel wordt gewoonlijk korte tijd na de oogst ondergeploegd. Graanstoppel kan langere tijd op het land blijven staan.

Veranderingen in de vegetatie:

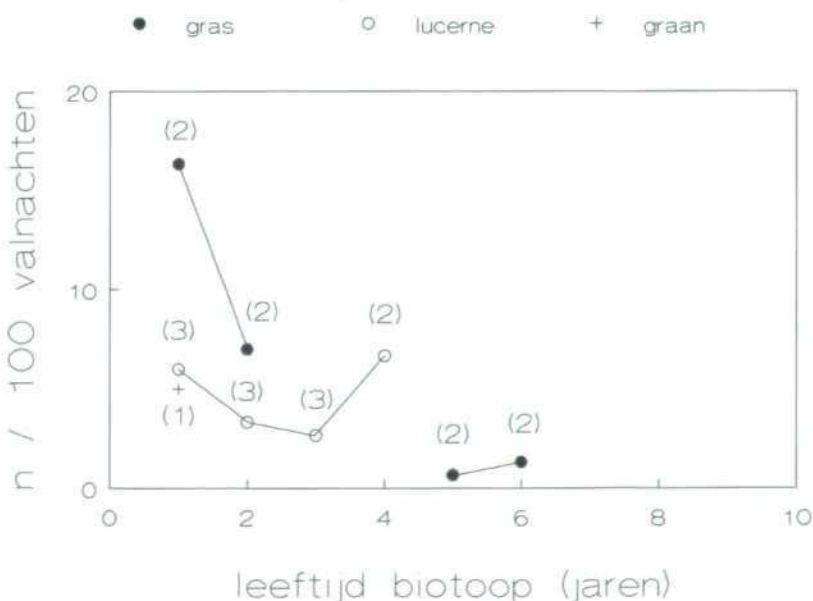
Als gevolg van maaien blijft het gewas in een jong stadium en open van structuur. Vindt geen bemesting plaats, dan neemt de produktie van de vegetatie door verschraling in de loop der jaren af.

Veranderingen in het voedselaanbod:

De activiteit maaien heeft een negatief effect op de veldmuisindex. Gewoonlijk wordt de veldmuisindex na maaien meer dan gehalveerd (van

Figuur 6.21

Veldmuisindex in oktober als functie van de leeftijd van ingezaaid gras, lucerne en wintergraan. Oostvaardersplassen / Lauwersmeer 1986-93. Bij elk punt is tussen haakjes de maaifrequentie weergegeven.



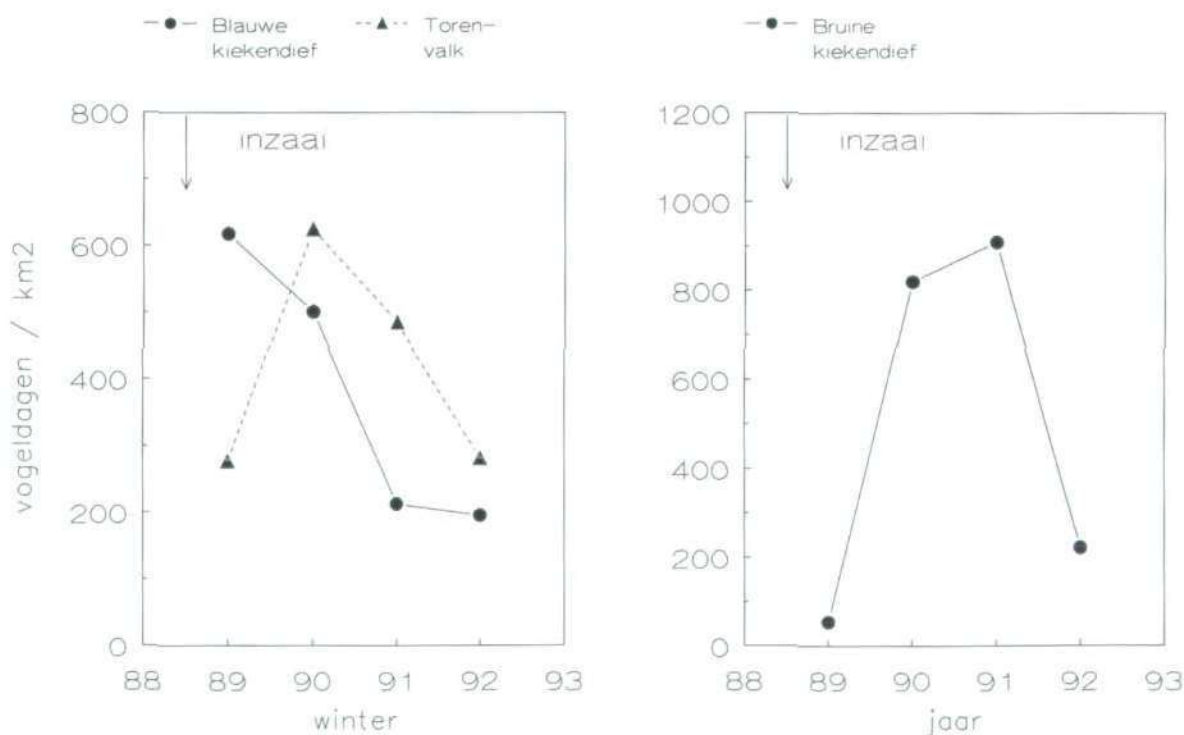
der Brugge 1995). Door maaien blijft de vegetatie in een jong stadium, wat waarschijnlijk gunstig is voor Veldmuizen. Toch lijkt de veldmuisindex, na enkele jaren af te nemen (figuur 6.21). Mogelijk hangt dit samen met een afname van de vegetatieproduktie door verschraling. In de gebieden die in figuur 6.21 genoemd worden, vond geen bemesting plaats. In de Marnewaard (Lauwersmeer), waar aanvullend wordt bemest, nam de veldmuisindex van het tweede naar het zevende jaar niet af. Het lijkt er op dat er ook een effect van de maai frequentie op de veldmuisindex is. Op lucerne, dat meestal drie maal wordt gemaaid, is de veldmuisindex lager dan op gras, dat twee maal per jaar wordt gemaaid.

Aantalsveranderingen van roofvogels:

Op percelen waar het beheer bestaat uit maaien worden gewoonlijk hoge dichtheden van op Veldmuizen jagende roofvogels vastgesteld. Een voorbeeld hiervan is lucerne (figuur 6.22). De Blauwe kiekendief was al in de eerste winter na de inzaai erg algemeen. In de winters daarop vond een afname plaats, die waarschijnlijk verklaard kan worden doordat de veldmuisindex minder hoog was (figuur 6.21). Torenvalk en Bruine kiekendief vertonen hetzelfde patroon, met die uitzondering dat ze in de eerste winter, respectievelijk zomer, minder algemeen waren. De verklaring voor dit verschil is waarschijnlijk gelegen in het feit dat deze soorten hun maximum dichtheid eerder in het jaar bereiken. De lucerne was toen nog niet zo lang geleden ingezaaid, waardoor de veldmuisindex nog minder hoog was.

Figuur 6.22

Aantalsveranderingen van Blauwe kiekendief, Torenvalk (A) en Bruine kiekendief (B), als functie van de leeftijd van lucerne. In de eerste drie jaar werd het gewas drie maal gemaaid, in het vierde jaar twee maal. Ez 22-24, Oostvaardersplassen. Periode 1989 - 1993.



Vatten we het geheel samen, dan blijkt dat in cultuurgebieden vergelijkbare verouderingsprocessen optreden als op drooggevalle gronden. Dit is het geval wanneer een eenmalige ingreep in het habitat, gevolgd wordt door "niets doen" of wanneer het landgebruik na de ingreep beperkt blijft tot het regelmatig maaien van het gewas. Hierbij kunnen hoge dichtheden van met name op muizen jagende roofvogels optreden.

7 Wetlandbeheer: een visie vanuit het gezichtspunt van roofvogels

Bij de ontwikkeling van een visie op het beheer van grootschalige wetlands in Nederland kan men uiteenlopende uitgangspunten en doelstellingen hanteren. De benaderingen veranderen geleidelijk in de loop der jaren. Zo zijn handhaving van bepaalde aantallen watervogels (Ramsar conventie 1971), verhoging van de diversiteit aan (vogel-) soorten, en het creëren van een natuurlijk dynamisch landschap gelijkend op dat in de benedenloop van de grote rivieren (Beheers- en ontwikkelingsvisie Lauwersmeer) in het verleden doelstellingen geweest bij opeenvolgende beheersplannen. Geleidelijk is de nadruk verlegd van het uitgaan van enkele soorten of soorten-groepen en van stabiliteit naar een meer integratieve landschapsoecologische benadering met nadruk op de dynamiek van processen. In deze ontwikkeling lijkt op het eerste gezicht nauwelijks plaats voor terugkeer naar een visie vanuit een enkele soortengroep.

Niettemin breken wij een lans voor een beheersvisie vanuit het oogpunt van de roofvogels in de Nederlandse wetlands. De reden hiervoor is dat roofvogels behoren tot de toppredatoren en in deze status indicatief kunnen zijn voor de algehele kwaliteit van een oecosysteem. Zij delen deze rol met de carnivore zoogdieren. In een land als Nederland, met zijn verbrokkelde resten natuurgebied, komen de grote zoogdieren door hun geringe mobiliteit minder in aanmerking als kensoorten. De Zeearend zal eerder dan de Wolf door zijn aanwezigheid laten merken dat we goed voor een natuurgebied gezorgd hebben. Het is in de oecologie algemeen geaccepteerd dat *grosso modo* de predator eerder in een gebied uitsterft dan zijn prooi. Zorg voor een gebied zodanig dat de predator er kan leven betekent impliciet dat de voedselpyramide daaronder intact is. Vanuit deze visie is het niet ten onrechte dat de provincie Flevoland de Bruine Kiekendief als provinciale vogel is gaan accepteren.

Bij de ontwikkeling van een beheersvisie willen wij echter niet terugkeren naar de benadering van de jaren '60, toen veelal stabiele aantallen waterwild werden nagestreefd. De natuur is niet gekarakteriseerd door stabiliteit, maar door dynamiek; door processen veeleer dan door patronen. Hoe langer de moderne oecologie zich met de verspreiding van soorten in aantallen en tijd bezig houdt, des te meer wordt zij geconfronteerd met grote natuurlijke aantalsveranderingen. Het is deze dynamiek die natuur zijn speciale karakter geeft. Met kunst en vliegwerk kunnen we voor een bepaalde soort de verdwijning oprekken, maar niet definitief tegenhouden. Wel kunnen en moeten we het te beheren wetland zodanig gezond houden dat een soorten-groep er kan leven. Het hoogste trofieniveau is daarbij het optimale uitgangspunt.

In het uitgevoerde onderzoek aan de roofvogel-populaties in een aantal grootschalige Nederlandse wetlands is niet alleen gebleken dat sommige soorten hier in grote aantallen kunnen voorkomen, maar ook dat de wetlands een waarde hebben die uitstijgt boven de lokale situatie. Met name voor de Bruine Kiekendief vervullen de gebieden een belangrijke 'source' functie. Door de goede voedselomstandigheden is de lokale productie van jongen zo groot, dat deze het aantal nodig om de sterfte van volwassen dieren te compenseren overtreft. Dit kan alleen vastgesteld worden op

basis van nauwkeurige onderzoeken over de broedbiologie en de demografie van de soort in de gebieden (hoofdstuk 5). De mate van overproductie wordt uitgedrukt in de factor λ . Als $\lambda = 1$ dekt de productie de sterfte in de populatie. Voor de Torenvalk in het Lauwersmeergebied hebben wij eerder een waarde voor λ van 1.19 kunnen vaststellen (Dijkstra 1988). Voor de Bruine Kiekendief is er ook sprake van een overproductie (hoofdstuk 5). De factor specificiert niet waar deze extra geproduceerde vogels terecht komen. Wij kunnen alleen vermoeden dat andere, meer marginale biotopen binnen het verspreidingsgebied van de soort als 'sink' functioneren. In zulke sinks is de verwachte λ kleiner dan 1, wanneer de soort als geheel in aantallen stabiel blijft. De meeste Nederlandse roofvogels zijn in de jaren waarin deze onderzoeken werden uitgevoerd sterk in aantal toegenomen - waarschijnlijk primair als gevolg van het verbod op diverse schadelijke pesticiden (Bijleveld 1974). Door deze situatie kunnen we niet de definitieve conclusie trekken dat de grote wetlands blijvend als source functioneren, en overig Nederland van meer roofvogels voorzien dan er zonder die wetlands zouden zijn. Wel is uit de analyse duidelijk geworden dat de grote wetlands deze potentie hebben.

Uit de analyse van de veranderingen in aantallen is naar voren gekomen dat de toename niet plaats vindt aan het eind van lange jaren van successie, maar eerder aan het begin, kort na een dramatische verandering in het landschap. In de door ons onderzochte gebieden was dit primair de drooglegging zelf van de polders Zuidelijk Flevoland en Lauwersmeer. De aantalsveranderingen in de loop der jaren, zoals waargenomen, staan natuurlijk niet alleen onder invloed van de natuurlijke successie, maar ook van de veranderingen in landschapsgebruik. Gelet op de ervaringen met inundatie in de Oostvaardersplassen (hoofdstuk 6), en met ruilverkaveling en recentelijk braaklegging van landbouwgebieden, is het echter veilig aan te nemen dat zulke rigoreuze veranderingen, resulterend in vroege successiestadia, leiden tot zeer voedselrijke situaties voor roofvogels. Zulke vroege stadia in de vegetatiesuccessie zijn dus uitermate belangrijk voor de roofvogels van het open wetlandbiotoop. Wij hebben aangetoond dat deze successiestadia verantwoordelijk zijn voor de belangrijke source-functie van de wetlands. Dat in de allervroegste stadia, door de aantrekkelijkheid van het gebied, er grotere immigratie dan emigratie van Bruine Kiekendieven was, doet geen afbreuk aan deze conclusie.

Vroege successiestadia kwamen vroeger in Nederland zeer veel voor als gevolg van periodieke inundatie. Ze zijn echter zeldzaam geworden. Gebieden die af en toe overstromen, zowel langs de kust als in de rivierendelta, zijn vaak als eerste ingepolderd. De mens heeft zich in het verleden altijd geconcentreerd in dit soort gebieden, mede vanwege de buitengewoon productieve situatie. Een reeks van waterstaatkundige ingrepen - bedijking, inpoldering, ontbossing en ontvening van de bovenloop van rivieren, normalisatie van rivierbeddingen, aanleg van stuwen, afdammen van estuaria - heeft de vroege successiestadia grotendeels verdrongen. Daarmee is ook een eind gekomen aan de periodiek optredende veldmuizen'plagen' die tot ver in deze eeuw met name in de periodiek onderlopende, en extensief beweede gebieden langs de grote rivieren algemeen voorkwamen.

Bij de directe oorzaken van de toename van het aantal roofvogels in vroege successiestadia speelt de Veldmuis vermoedelijk een zeer belangrijke rol. Woelmuizen hebben, mede in verband met hun sociale structuur, een

.....
Bij overvloedige neerslag, in combinatie met een sterke aanlandige wind, kan een belangrijk deel van het centrale natuurgebied in de Lauwersmeer onder water staan. Schildhoek, oktober 1984 (foto Nico Beemster).



neiging tot overproductie, i.e., voortplanting in situaties waarin een populatiecrash - door overexploitatie van het voedsel, door sociale stress en verminderde immuun-afweer, door toename van parasitaire infecties of nog andere oorzaken - het onvermijdelijke gevolg is. Hierdoor ontstaan meerjaren-oscillaties in dichtheid. Op hogere noordelijke breedte leidt dit tot regelmatige en goed voorspelbare muizen- en lemming-jaren. Ook in Nederland komen zulke ca 3-jaars-oscillaties voor (Hoofdstuk 4), echter met geringere regelmaat, en een neiging tot uitdempen na een aantal jaren. In de eerste jaren na drooglegging van nieuwe polders, na ruilverkaveling, na braaklegging, worden deze oscillaties echter aangezwengeld, en kunnen lokaal zeer hoge dichtheden bereikt worden. De proef met cyclisch peilbeheer in delen van de Oostvaardersplassen hebben laten zien dat er in de jaren 1987/90 een duidelijke toename van roofvogels optrad (Hoofdstuk 6). Dit is ongetwijfeld het gevolg geweest van een door drooglegging geïnduceerde piek in muizendichtheid. Omgekeerd is het zeer waarschijnlijk dat de inundatie zelf tot een verrijking leidt die door waterwild geëxploiteerd wordt, waardoor een ander deel van de voedselpyramide, via watervogels leidend tot mogelijkheden voor roofvogels zoals Bruine Kiekendief en Zeearend, gestimuleerd wordt.

Op grond van deze overwegingen pleiten wij voor een herintroductie, waar mogelijk, van de dynamiek in het oecosysteem van de grootschalige wetlands, en niet voor een zo stabiel mogelijke omgeving met streefpeilen voor verschillende soorten. Voor introductie van dynamiek staan in principe vier middelen ter beschikking. Wij laten deze de revue passeren:

1. Ploegen

Periodiek omploegen van natuurgebieden, naar voorbeeld van de ervaringen met ruilverkavelingsgebieden, is voor natuurgebieden duidelijk te kunstmatig, en is hier alleen voor de volledigheid vermeld. Wel zou dit mogelijk in braakgebieden interessant kunnen zijn, gezien de ervaringen hiermee, o.a. in Oost-Groningen. In een grootschaliger politieke dialoog betreffende landbouw en natuurgebieden zou het in de toekomst wel aanbeveling kunnen verdienen braakgebieden specifiek te concentreren

rond de grote natuurterreinen. Daar kunnen ze een belangrijke buffer-functie hebben, en ook bijdragen aan de oecologische rijkdom van het natuurterrein. Als een dergelijke ontwikkeling gestalte mocht krijgen, zou het op grond van onze huidige kennis optimaal zijn voor periodiek braakliggende landbouwgrond rotatieschema's op te stellen, waarbij de periode van braakligging ca. 4 tot 5 jaar duurt. Voor het natuurgebied zelf verwerpen wij deze methode.

2. *Maaïen*

Maaïen leidt zeker tot een verhoging van muizenbeschikbaarheid, zoals door ons gemeten aan de 'yield' van het jaaggedrag van roofvogels (Hoofdstuk 4). Dit betreft echter zeer korte termijn invloeden, in de orde van een tot twee weken. Er is geen evidentie dat er enige positieve invloed van maaïen op de lange termijn uit gaat. De algemene dynamiek van het systeem wordt er niet door bevorderd. Mogelijk zou maaïen wel een gunstige bijdrage kunnen leveren in periodiek onder water lopende terreinen, zoals uiterwaarden, waarbij een jaarlijkse verrijking van de bodem optreedt.

3. *Begrazing*

De resultaten wijzen er op dat intensieve begrazing, zoals op Ez 29/30 (Oostvaardersplassen) een nadelige uitwerking heeft op de veldmuizenstand en daarmee op de dichtheid van roofvogels, ook al wordt de vegetatie kort gehouden. Extensieve begrazing, bijvoorbeeld seizoensbeweiding op de Schildhoek (Lauwersmeer), of jaarrondbeweiding in de Oostvaardersplassen, werkt zeker in eerste instantie op korte termijn voordelig door bevordering van de muizendichtheid en -beschikbaarheid (Hoofdstuk 6, figuur 6.14, figuur 6.9). Als lange-termijn effect zien wij vooral een stabilisatie van het oecosysteem, en niet de beoogde dynamiek. Niettemin is het goed voorstelbaar begrazing toe te passen in samenhang met andere ingrepen. Een interessante optie is om de begrazingsdruk te laten variëren.

4. *Inundatie*

Inundatie van droogliggend land is in eerste instantie catastrofaal voor de muizenstand, maar heeft anderzijds een aantoonbaar positief effect op waterwild. Drooglegging heeft het omgekeerde effect. Door periodieke afwisseling kan een zeer dynamisch effect op verschillende lijnen in de voedselpyramide ontstaan die nu eens aan de muizeneters, dan aan de waterwildjagers ten goede komt. In de meeste gevallen zal het aanbeveling verdienen om grote natuurterreinen niet als geheel onder water te zetten of droog te laten vallen, maar te verdelen in tenminste twee grote compartimenten, waartussen de ingrepen alterneren. Voor kleine natuurgebieden is een opdeling minder aantrekkelijk; gebieden als geheel zouden alternierend drooggelegd kunnen worden. Dit geeft de roofvogels een optimale kans om op de dynamiek in te spelen. Wij zijn ons er van bewust dat deze ingreep, hoe effectief ook, niet overal mogelijk is. De experimenten met waterpeilbeheer in de Oostvaardersplassen in de late jaren '80 laten zien dat dit gebied zich daar in het bijzonder toe leent. Bij inundatie zal een droge fase in de grootte-orde van vier tot vijf jaar afgewisseld kunnen worden met een natte fase van ongeveer tien jaar.

De situatie in het Lauwersmeergebied is een geheel andere. Hier zou een

verhoging van het peil van het meer als geheel gedurende enkele jaren een positieve invloed kunnen hebben, al zal het tot een tijdelijke inkrimping van het broed- en voedselgebied voor enkele soorten leiden. In combinatie met de boven aangeduide braaklegging-opties in een landbouw-bufferzone zou inundatie echter zeer positieve uitwerkingen op de gehele roofvogelstand kunnen hebben. De Lauwersmeer-situatie biedt bovendien de mogelijkheid van verzilting, door het inlaten van zeewater, waardoor de hooginteressante zoute / brakke situatie uit de beginjaren van de drooglegging lokaal weer gerealiseerd zou kunnen worden. In elk geval bevelen wij een dergelijk experiment sterk aan. Natuurlijk zou dit van gedetailleerd onderzoek naar de gevolgen, met name voor muizen, waterwild en roofvogels, vergezeld dienen te gaan.

Samenvattend levert deze beheersvisie voor de grootschalige Nederlandse wetlands op, dat bij het beheer, niet zozeer van individuele soorten, maar van de voedselpyramide in het oecosysteem als geheel, dient te worden uitgegaan. Roofvogels, aan de top van die pyramide, zijn hiervoor optimale indicatoren. Vanuit de roofvogels gezien, dient vooral dynamiek in de wetlands, zoals die ook van nature prominent aanwezig was, te worden hersteld, zodat jonge successiestadia frequent voorkomen, en de gebieden optimaal hun source-functie kunnen vervullen. De beste strategie om deze dynamiek te verwezenlijken is tegelijk ook de meest natuurlijke: periodieke inundatie, zoals die ook van oorsprong bij een delta-gebied hoort. In de grote wetlands, die zich daarvoor lenen, zou gestreefd kunnen worden naar een terugkeer van natuurlijke inundatie, in andere situaties kan gedacht worden aan een kunstmatige inundatie.

8 Literatuur

- Altenburg, W., S. Daan, J. Starkenburg & M. Zijlstra (1982). Polygamy in the Marsh harrier (*Circus aeruginosus*): hunting performances and the number of mates. *Behaviour* 79, 272-312.
- Altenburg, W., N. Beemster, K. van Dijk, P. Esselink, D. Prop & H. Visser (1985). Ontwikkeling van de broedvogelbevolking van het Lauwersmeer in 1978-83. *Limosa* 58, 149-161.
- Altenburg, W., J. Bruinenberg-Rinsma, P. Wildschut & M. Zijlstra (1987). Colonization of a new area by the Marsh harrier. *Ardea* 75, 213-220.
- Bakker, D. (1954). Enige onderzoeken naar de ontwikkeling van de vogelbevolking in de Noordoostpolder. Directie van de Wieringermeer, Bijlage notul. Landbk. Afd., 21-12-54.
- Bakker, D. & W. van der Zweep (1949). De veldmuizenplaag van de herfst 1948 in de Noord-oost polder. Rapport Directie Wieringermeer. Biol. Afd. Kampen.
- Beemster, N. (1992). Broedvogels in de Oostvaardersplassen: natuurlijke successie en effecten van begrazing in het onontgonnen deel van het buitenkaadse gebied in de periode 1987-92. Intern rapport 1993-5 lio. Rijkswaterstaat, directie Flevoland, Lelystad.
- Beemster, N. (1994). Roofvogels in de Nederlandse wetlands: 3. Aantalsveranderingen van roofvogels en uilen in de Lauwersmeer in de periode 1969/'70 - 1990/'91. Intern rapport 1994-2 lio. Rijkswaterstaat, directie Flevoland, Lelystad.
- Beemster, N., H.J. Drost & M. van Eerden (1989). Evaluatie van het beheer in het natuurgebied in het Lauwersmeer in de periode 1982-87. *Flevobericht* 303. Rijkswaterstaat, directie Flevoland, Lelystad.
- Beemster, N. & C. Dijkstra (1991). Roofvogels in de Nederlandse wetlands: 1. Variaties in voedselaanbod: woelmuizen. Intern rapport 1991-21 lio. Rijkswaterstaat, directie Flevoland, Lelystad.
- Beemster, N., & S. van Rijn (1995). Roofvogels in de Nederlandse wetlands: 8. Variatie in jaagsucces van op veldmuizen jagende roofvogels. Intern rapport 1995-14 lio. Rijkswaterstaat, directie IJsselmeergebied, Lelystad.
- Beintema, A.J. & N. Drost. (1986). Migration of the Black-tailed Godwit. *Le Gerfaut* 76: 37-62.
- Bekhuis, J. & M. Zijlstra (1991). Opkomst van de Blauwe Kiekendief (*Circus cyaneus*) in Nederland. *Limosa* 64: 143-153.

-
- Brugge, J., van der, 1995. De invloed van vegetatiestructuur op de selectie van veldmuizen door Torenvalken. Rijkswaterstaat directie Flevoland, Lelystad.
- Bijleveld, M.F.I.J. (1974). Birds of prey in Europe. MacMillan, London.
- Bijlsma, R.G. (1993). Ecologische atlas van de Nederlandse roofvogels. Schuyt & Co. Haarlem.
- Cavé, A.J. (1961). De broedvogels van Oost. Flevoland in 1958-1960. Limosa 34, 3-4: 231-251.
- Cavé, A.J. (1968). The breeding of the kestrel in the reclaimed area Oostelijk Flevoland. Neth. Journal of Zoology 18, 313-407.
- Cavé, A.J. (1983). Purple Heron survival and drought in tropical West-Africa. Ardea 71: 217-224.
- Clutton-Brock, T.H. (1986). Sex ratio variation in birds. Ibis 128: 317-329.
- Cramp, S. & K.E.L. Simmons (eds) (1979). The birds of the Western Palearctic, 2. Oxford University Press, Oxford.
- Deursen, van, E.J.M. (1994). Modelling van de vegetatieontwikkeling in het binnenkaadse gebied van de Oostvaardersplassen bij verschillende waterpeilsценario's. Flevob Bericht 355. Rijkswaterstaat, directie Flevoland, Lelystad.
- Dijkstra, C. (1988). Reproductive tactics in the kestrel (*Falco tinnunculus*). Dissertatie Rijksuniversiteit Groningen.
- Dijkstra, C. (1994). Betekenis van vegetatie ontwikkeling in de drooggevallen gebieden van het Volkerak-Zoommeer voor de fauna. Rapport W-DWW-94-719, Rijkswaterstaat, Dienst Weg-en Waterbouwkunde, Delft.
- Dijkstra, C., S. Daan & J. Beker (1990). Adaptive seasonal variation in the sex ratio of Kestrel broods. Functional Ecology 4: 143-147.
- Dijkstra, C. & M. Zijlstra (1994). Roofvogels in de Nederlandse wetlands: 5. De Bruine Kiekendief: mortaliteit en migratie. Intern rapport 1994-21 lio. Rijkswaterstaat, directie Flevoland, Lelystad.
- Drost, H.J., M.R. van Eerden, R.J. de Glopper, A. Muis & J. Visser (1983). Een visie op het natuurbeheer in de Lauwerszee. (Flevob Bericht 217). RIJP, Lelystad.
- Elburg, van H. (1969). De broedvogels van Oostelijk Flevoland in de jaren 1961-1966. Limosa 42, 1-2: 114-134.
- EURING (1979). EURING code manual, Nederlandse Ringcentrale, Heteren.
- Feekes, W. (1936). De ontwikkeling van de natuurlijke vegetatie in de Wieringermeer, de eerste grote droogmakerij van de Zuiderzee. Ned. Kruidk. Archief 46: 1-295.

-
- Fisher, R.A. (1930). The genetical theory of natural selection. Clarendon Press, Oxford.
- Gowaty, P.A. (1993). Differential dispersal, local resource competition, and sex ratio variation in birds. *Am. Nat.* 141: 263-280.
- Glutz von Blotzheim, U.N., K.M. Bauer & E. Bezzel (1971). Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 4, Falconiformes. Akad. Verlagsgesellschaft, Frankfurt a.M.
- Griffiths, R. (1992). Sex-biased mortality in the Lesser Black-backed Gull during the nestling stage. *Ibis* 134: 237-244.
- Hafner, H., J. Wallace & P. Dugan (1987). The Tour du Valat Heron Programme, Progress report 1987.
- Hoogenboom, I., S. Daan, J.H. Dallinga & M. Schoenmakers (1984). Seasonal change in the daily timing of behaviour of the Common vole. *Oecologia* 61: 18-31.
- Hörnfeldt, B. (1978). Synchronous population fluctuations in voles, small game, owls and Tularemia in northern Sweden. *Oecologia* 32: 141-152.
- Iedema, C.W. & P. Kik (1986). Het zoetwatermoeras de Oostvaardersplassen. Flevobericht 259. Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, Lelystad.
- Jorgensen, H.E. (1989). Danmarks Rovfugle: en statusoversigt. Fredikshus, Oster Ulslev.
- Hansson, L. & H. Henttonen (1988). Rodent dynamics as community processes. *Tree* 3: 195-200.
- Jobse, L. (1994). De Ruigpootbuizerd in de Oostvaardersplassen: jaaggedrag en effecten van beheer. Werkdocument 1994-14 lio. Rijkswaterstaat directie Flevoland, Lelystad.
- Joenje, W. (1978). Plant colonization and succession on embanked sandflats. Dissertatie Rijksuniversiteit Groningen.
- Jonkers, D.A., & A. van Wijngaarden (1975). Veldmuisplagen komen ook nu nog voor. *LBK. Tijdschr.* 87-6: 157-159.
- Krijgsveld, K. (1994). Roofvogels in de Nederlandse wetlands: 6. Energiebehoefte van ♂♂ en ♀♀ nestjongen van de Bruine kiekendief. Intern rapport 1994-39 lio. Rijkswaterstaat, directie Flevoland, Lelystad.
- Masman, D. (1986). The annual cycle of the Kestrel (*Falco tinnunculus*). Dissertatie Rijksuniversiteit Groningen.
- McCulloch, M.N., G.M. Tucker & S.R. Baillie (1992). The hunting of migratory birds in Europe: a ringing recovery analysis. *Ibis* 134 suppl. 1: 55-65.

-
- Zijlstra, M. (1987). Bruine Kiekendief (*Circus aeruginosus*) in Flevoland in de winter. *Limosa* 60, 57-62.
- Zijlstra, M., S. Daan & J. Bruinenberg-Rinsma (1992). Seasonal variation in the sex ratio of marsh harrier (*Circus aeruginosus*) broods. *Functional Ecology* 6: 553-559.
- Zijlstra, M. & F. Hustings (1992). Teloorgang van de Grauwe Kiekendief (*Circus pycargus*) als broedvogel in Nederland. *Limosa* 65.
- Zijlstra, M. & C. Dijkstra (1995). Roofvogels in de Nederlandse wetlands 9: Aantalsontwikkeling en broedsucces van de Bruine kiekendief. Intern rapport 1995-18 lio. Rijkswaterstaat, directie IJsselmeergebied, Lelystad.

In de reeks Flevoberichten zijn na 1985 verschenen:

250. WAL, C. VAN DER. Dorpen in de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1986.
251. BRUINSHORST, J.A. en M.A. VIERGEVER. Statische proefbelastingen. Lelystad, 1985.
252. Wadden en landaanwinning: voordrachten, gehouden voor de wetenschappelijke bijeenkomst in mei 1985. Lelystad, 1985.
253. NAGTEGAAL, P. De beroepsvisserij in het IJsselmeergebied Lelystad. 1985.
254. Jaarverslag 1984 van de onderzoeksafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1985.
255. IEDEMA, C.W., en P. KIK. Habitatgebruik en voedselkeuze van grauwe ganzen in de Oostvaardersplassen. Lelystad, 1985.
256. NOUTA, R. De voorgeschiedenis, afsluiting, ontginning en de verbouw van cultuurgewassen gedurende de tijdelijke exploitatie in de jaren 1971 t/m 1978 in de Lauwerzee. Lelystad, 1986.
257. KRUITWAGEN, P.G. De invloed van verontreinigde neerslagafvoer op de oppervlaktewaterkwaliteit: een modelbenadering. Lelystad, 1986.
258. ENTE, P.J., J. KONING en R. KOOPSTRA. De bodem van Oostelijk Flevoland. Lelystad, 1986.
259. IEDEMA, C.W. en P. KIK. Het zoetwatermoeras de Oostvaardersplassen. Lelystad, 1986.
260. Actualisering van het verkavelingsplan voor het oostelijk deel van Zuidelijk Flevoland eindredactie ir. F.W. Alberts. Lelystad, 1987.
261. Verslag studiedag 14 maart 1986 gehouden in het expositiecentrum "Nieuw Land" te Lelystad met als thema "met het oog op de toekomst" /samenstelling J.E. Smid. Lelystad, 1986.
262. VIERGEVER, M.A. De ondergrond van Almere: grondmechanische en funderingstechnische gegevens. Lelystad, 1986.
263. LEGET, M. De economische ontwikkeling en structuur van de Zuidelijke IJsselmeerpolders. Lelystad, 1987.
264. HAAR, E. TER, en A. VAN STRATEN. Verblijfsrecreanten in Flevoland: een inventariserend en evaluerend onderzoek naar het gedrag van verblijfsrecreanten, in relatie tot inrichtingskenmerken op 15 verblijfsterreinen in Flevoland in augustus 1983. Lelystad, 1987.
265. ACHT, W.H.M. VAN, T.J. KAMPHORST en L. TIGELAAR. Beleving, waardering en kennis van natuur bij inwoners van Almere en Huizen. Lelystad, 1986.
266. ZIJLSTRA, M. De weidevogelbevolking van de Kievitslanden in de periode 1966-1982. Lelystad, 1986.
267. BOELEN, J.J., en E. KONING. Grondverbetering in de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1986.
268. BERGER, C., e.a. De kans op blauwalgenbloeien in de randmeren van de Markerwaard. Lelystad, 1986.
269. Wording en opbouw van de Noordoostpolder: geschiedenis van de ontginning en eerste ontwikkeling (1940-ca 1960). Lelystad, 1986.
269. Wording en opbouw van de Noordoostpolder: geschiedenis van de ontginning en eerste ontwikkeling (1940-ca 1960). Deel 2: Het in cultuur brengen der drooggevalen gronden. Lelystad, 1988.
269. Wording en opbouw van de Noordoostpolder: geschiedenis van de ontginning en eerste ontwikkeling (1940-ca 1960). Deel 3: De inrichting en ontwikkeling van het landbouwgebied. Lelystad, 1988.
269. Wording en opbouw van de Noordoostpolder: geschiedenis van de ontginning en eerste ontwikkeling (1940-ca 1960). Deel 4: De ontwikkeling der dorpen. Lelystad, 1988.
271. KONING, J., en P.J. ENTE. De bodemkundige code- en profielenkaart van Zuidelijk 272. Flevoland, schaal 1:25000, kaartbladen, toelichting. Lelystad, 1986.
272. Ervaringen met spuitvrije akkerbouw op bedrijf NZ 27. Lelystad, 1986.
273. EERDEN, M.R. Van en M. ZIJLSTRA. Natuurwaarden van het IJsselmeergebied: prognose van enige natuurwaarden in het IJsselmeergebied bij aanleg van de Markerwaard. Lelystad, 1986.
274. FRIELING, D.H. De IJsselmeerpolders: een voorbeeld van ruimtelijke ordening in Nederland, The IJsselmeerpolders: an example of physical planning in the Netherlands. Lelystad, 1986.
275. Studie naar de inpassing van geluidshinderaspecten voor weg- en railverkeer in de bestemmingsplannen van Almere/W.F. Landheer, J.E. Smid, C.G.M. Willems (et al.) Lelystad, 1986.
276. ACHT, W.N.M. VAN. Natuurbouw in stadsrandgebieden. Lelystad, 1987.
277. ROZENDAAL, H., en H.A. VAN MANEN. Het grondwater in het ondiepe pleistocene pakket in Zuidelijk Flevoland (stijghoogte, kwel en kwaliteit), over de periode april 1981-april 1984. Lelystad, 1987.
278. Bodemkundig en waterhuishoudkundig onderzoek ten behoeve van de inrichting van het militaire oefenterrein in de Marnewaard (Lauwerszee)/eindred. R.J. de Glopper. Lelystad, 1988.
279. NOUTA, R. De voorgeschiedenis, afsluiting, ontginning en de verbouw van cultuurgewassen gedurende de tijdelijke exploitatie in de Lauwerszee, 2e verbeterde druk. Lelystad, 1987.
280. Raakvlakken tussen scheepsarcheologie, maritieme geschiedenis en scheepsbouwkunde: inleidingen gehouden tijdens het Glavimans Symposium 1985 / red. R. Reinders. Lelystad, 1987.

281. Jaarverslag 1985 van de onderzoeksafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders / eindred. ir. A.J. Hebbink.
282. Ontwikkelingsvisie Oostvaardersplassen / Beheerscommissie Oostvaardersplassen; eindred. G.K.R. Polman en S. Schmidt-ter Neuzen. Lelystad, 1987.
283. New Land: push to mechanization: Amsterdam, 20 to 23 January 1986, congress papers/compiled by A.W. Berkers and H.J. Nijland. Lelystad, 1987.
284. MEBIUS, J.E. Zetting door historische processen in de holocene lagen in het Noord-Hollandse randgebied van de Markerwaard. Lelystad, 1987.
285. Jaarverslag 1986 van de onderzoeksafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders/eindred. ir. A.J. Hebbink. Lelystad, 1988.
286. VOSLAMBER, B. Visplaatskeuze, fourageerwijze en voedselkeuze van aalscholvers in het IJsselmeergebied in 1982. Lelystad, 1988.
287. SLAGER, H., en G.F.J. SMIT. De buitendijkse natuurgebieden langs de Friese IJsselmeerkust: bodem, grondwater en vegetatie. Lelystad, 1988.
288. KLOOSTER, E.W. Arbeidsmarkt en uitgaande pendel Almere 1987. Lelystad, 1988.
289. SMIT, G.F.J. en J. VISSER. Voormalige zandplaten in het Veerse Meer: grondwater en vegetatie. Lelystad, 1988.
290. KLOOSTER, E.W. Arbeidsmarkt en uitgaande pendel gemeente Lelystad 1987. Lelystad, 1988.
291. SCHOLTEN, J. Vijfentwintig jaar drainagematerialenonderzoek bij de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders. Lelystad, 1988.
292. ZWIERS, P.B., en K. VLIERMAN. De Lutina, een Overijssels vrachtschip vergaan in 1888: het onderzoek van een vrachtschip gevonden op kavel H 48 in Oostelijk Flevoland. Lelystad, 1988.
293. Polderlandschap als cultuuruiting: symposiumverslag Genootschap Flevo. Lelystad, 1988.
294. ZWARTS, L. De Bodemfauna van de Fries-Groningse Waddenkust. Lelystad, 1988.
295. CONSTANDSE, A.K. Boeren in Flevoland 2: nieuwe beschouwingen over plattelandscultuur in de nieuwe IJsselmeerpolders. Lelystad, 1988.
296. KLOOSTER, E.W. Arbeidsmarkt en uitgaande pendel gemeente Zeewolde 1987. Lelystad, 1989.
297. Jaarverslag 1987 van de onderzoeksafdelingen van de Rijksdienst voor de IJsselmeerpolders, eindredactie ir. H.J. Winkels. Lelystad, 1989.
298. NAWIJN, K.E. Almere hoe het begon: achtergronden, herinneringen en feiten uit de eerste ontwikkelingsjaren van Almere. Lelystad, 1988.
299. KLOOSTER, E.W. Arbeidsmarkt en uitgaande pendel in drie plattelandsgemeenten: Dronten, Noordoostpolder en Urk. Lelystad, 1990.
300. 't Blijft mensenwerk. Een bundel opstellen aangeboden aan prof. dr. R.H.A. van Duin i.i. bij zijn ambtelijk afscheid / eindred. A.K. Constandse, J.H. van Kampen en S. Schmidt-ter Neuzen. Lelystad, 1989.
301. NIP, J., en A. Arnoldussen. Ontwikkelingsplan Horsterwold. Lelystad, 1991.
302. HABEKOTTE, A. Invloed van de zaaitijd op opbrengst en ontwikkeling van winterkoolzaad en granen. Lelystad, 1991.
303. BEEMSTER, N., H. DROST en M.R. VAN EERDEN. Evaluatie van het beheer in het natuurgebied in het Lauwersmeer in de periode 1982-1987. Lelystad, 1989.
304. LEMKES-STRAVER, E.P.J. De starterscompetitie Flevoland 1982/1983: een nabeschuwing. Lelystad, 1991.
305. Richtlijnen voor veldwerkzaamheden bij de afdeling Waterhuishouding; eindredactie H. de Roo. Lelystad, 1989.
306. GLOPPER, R.J. de. Land subsidence and soil ripening. Lelystad, 1989.
307. Randmerensymposium. Verslag van inleiding en discussie van het symposium over de Randmeren van Flevoland, Genootschap Flevo 9-6-1989. Lelystad, 1991.
308. Op stap in het Zuiderzeeproject. Publikatie van lezingen, gehouden tijdens de HLI-woensdagochtendbijeenkomst 17 mei 1989, ter gelegenheid van het afscheid van dr. J.H. van Kampen als directeur landinrichting. Eindredactie E. ten Berge. Lelystad, 1991.
309. Jaarverslag 1988 van de onderzoeksafdelingen van de RIJP (RWS, directie Flevoland i.o.). Eindredactie H.J. Winkels. Lelystad, 1991.
310. Beheersvisie Krammer-Volkerak, Eendracht en Zoommeer. Lelystad, 1991.
311. CONSTANDSE, A.K., M.K. SCHONK en H.J. van HAPEREN. Leven in Lelystad 1988: voortgezet onderzoek naar de kwaliteit van het bestaan in een nieuwe stad. Lelystad, 1991.
312. SLAGER, H., en J. VISSER. Abiotische kenmerken van de drooggevalen gebieden in de Grevelingen. Lelystad, 1990.
313. LINDEN, M.J.H.A. VAN DER. Nitrogen and phosphorus economy of reed vegetation in the polder Zuidelijk Flevoland (The Netherlands). Lelystad, 1991.
316. PAS, J.B. VAN DER, W. BOXSEM en W. DE VRIES. Beplanting in de Lauwerszee: beheer-ervaring met bos- en landschappelijke beplantingen in de periode 1971-1987. Lelystad, 1990.
317. De bedrijfsgrootte voor akkerbouwbedrijven in het Centraal kleigebied (een verkennende studie). Lelystad, 1990.
318. DEGENAAR, J.H.M. Winkelpanning Zeewolde 1990 en volgende jaren. Lelystad, 1990.
319. WAL, C. VAN DER. De ruimtelijke opbouw van de Noordoostpolder: jongere bouwkunst en stedenbouw in de Noordoostpolder.
320. Design and execution of drainage projects in Egypt, ed. H.J. Nijland. Lelystad, 1991.
321. GROEN, K.P. De geschiedenis van het zoutonderzoek in Nederland. Lelystad, 1991.

322. Scheepsarcheologie: prioriteiten en lopend onderzoek; inleidingen gehouden tijdens de Falvimans symposia in 1986 en 1988. Red. Reinder Reinders en Rob Oosting. Lelystad, 1991.
323. OOSTING, R. en K. VLIERMAN. De Zeehond, een Groninger tjalk gebouwd in 1878, ver- gaan in 1886. Lelystad, 1991.
324. POORTER, E.P.R. Bewick's swans *cygnus columbianus bewickii*, analyses of breeding suc- cess and changing resources. Lelystad, 1991.
325. WINKELS, H.J. en A. VAN DIEM. Opbouw en kwaliteit van de waterbodem van het Ketelmeer. Lelystad, 1991.
326. VINK, J.P.M. en H.J. WINKELS. Opbouw en kwaliteit van de waterbodem van het IJsselmeer. Lelystad, 1992.
327. SLAGER, H. De waterhuishouding van de bossen in Zuidelijk Flevoland 1980-1989. Lelystad, 1991.
328. Jaaroverzicht scheepvaart IJsselmeergebied 1990. Lelystad 1991.
329. Krammer-Volkerak zoet en helder. Lelystad, 1991.
330. VIERGEVER, M.A. Evaluatie van het lange termijn zettingsonderzoek in Almere. Lelystad, 1991.
331. MOORTEI, A. VAN DE. A cog-like vessel from The Netherlands. Lelystad, 1991.
332. GLOPPER, R.J. DE, A.G.M. MINTEN en H.J. WINKELS. Chemische rijping van de bodem in Zuidelijk Flevoland. Lelystad, 1992.
333. Zand boven water deel 1: beleidsnota oppervlaktedelfstoffenwinning wateren IJsselmeergebied 1991-2000. Lelystad, 1991.
334. Zand boven water deel 2: milieu-effectrapport oppervlaktedelfstoffenwinning wateren IJsselmeergebied 1991-2000. Lelystad, 1991.
335. Integraal waterbeheer Ketelmeer: nader onderzoek bodem Ketelmeer. Lelystad, 1992.
336. Jaaroverzicht scheepvaart IJsselmeergebied 1991. Lelystad, 1992.
337. Milieu-effectrapport en projectnota: baggerspeciebergingslocatie Ketelmeergebied deel 1: afweging van varianten. Lelystad, 1992.
338. Integraal waterbeheer Ketelmeer: saneringsonderzoek waterbodem Ketelmeer. Lelystad, 1992.
339. Jaaroverzicht scheepvaart IJsselmeergebied 1992. Lelystad, 1993.
340. DUIN, R.H.A. van. Wel en wee rond de Oostvaardersplassen en de inrichting van Zuidelijk Flevoland. Lelystad, 1993.
341. HEERDT, G. TER. Zaadvoorraad in de bodem van open water in het Oostelijk peilgebied van de Oostvaardersplassen. Lelystad, 1993.
342. BERG, G.A. VAN DEN, en J.P.G. LOCH. De chemie van verontreinigd baggerslib in depot: een kennisinventarisatie. Lelystad, 1993.
343. Zand boven water deel 3: aanvullingen op het milieu-effectrapport oppervlaktedelfstoffenwinning wateren IJsselmeergebied. Lelystad, 1993.
344. WINKELS, H.J., en J.P.M. VINK. Bodemopbouw, bodemkwaliteit en hoogteligging van de Biesboschpolders Mariapolder, Plattehoek en Vijf Ambachten. Lelystad, 1993.
345. HEERDT, G.N.J. TER. De invloed van de weersomstandigheden op de ontwikkeling van pionier- en lisdoddevegetaties in een drooggevalen plas. Lelystad, 1993.
346. HAAR, E. TER. Recreatief-toeristische bedrijvigheid in het IJsselmeergebied. Lelystad, 1993.
347. HOUWEN, C. VAN DER. Economische modellering van akkerbouwbedrijven in Zuidelijk Flevoland in relatie tot milieu en EG-beleid. Lelystad, 1993.
348. CORNELISSEN, P., J.T. VULINK en H.J. DROST. Integraal begrazingsadvies Krammer- Volkerak, Eendracht, Zoommeer 1992. Lelystad, 1994.
349. Milieu-effectrapport en projectnota deel 2: uitwerking depot-ontwerp. Lelystad, 1994.
350. Overzicht scheepvaart IJsselmeergebied 1993. Lelystad, 1994.
351. Markiezaat 10 jaar afgesloten / Y.J.B. Röling (eindred.) Lelystad, 1994.
352. ELBERSEN, B.S. Flexibiliteit van de landbouwstructuur op het nieuwe land. Lelystad, 1994.
353. HOEKSTRA, A., en T. VULINK. De sociale organisatie van een kudde Heckrunderen: het ontstaan van stiergroepen. Lelystad, 1994.
354. BEEMSTER, A.H. EN A.J. HEBBINK. Onderzoek naar de hydrologische effecten van zandwinning in het IJsselmeer op de kavels langs de Noordermeerdijk. Lelystad, 1994.
355. DEURSEN, E.J.M. VAN. Modellering van de vegetatie-ontwikkeling in het binnenkaadse gebied van de Oostvaardersplassen bij verschillende waterpeilsenario's. Lelystad, 1994.
356. HANGANU, J. and H.J. DROST. Explanation to the vegetation map of the Romanian. Danube Delta Biosphere Reserve. Lelystad, 1994.
357. WOLTERS, H.A. Neerslag en afvoer in het landelijk gebied van Flevoland.
358. nog niet verschenen.
359. nog niet verschenen.
360. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel A: hoofdrapport/ J. Proost (nog niet verschenen).
361. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel B: Bodemfysische aspecten / J.J. Schout (nog niet verschenen).
362. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel C: Waterhuishoudkundige aspecten / H.A. Wolters (nog niet verschenen).
363. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel D: Waterkwaliteitsaspecten en het model Alga / S.G. Vermij (nog niet verschenen).
364. Ecologisch onderzoek in het proefgebied "De Waterlanden". Deel E: Dierecologische aspecten / B. Voslamber (nog niet verschenen).

365. MEULEN, Y. VAN DER en H. WINKELS. Monitoring in het Nationaal park de Biesbosch.
366. HUIJSER, M.P. en Y.J.B. RÖLING. Effecten van begrazing door grote herbivoren op de vegetatie in het Lauwersmeergebied. Lelystad, 1995.
367. CORNELISSEN, P. en T. VULINK. Begrazing in jonge wetlands: Lauwersmeer, Zoutkamperplaat, Oostvaardersplassen, Het Stort, Grevelingen, Slikken van Flakkee. Lelystad, 1995.
368. MANEN, H.A. VAN. Waterbalans van de Binnenschelde. Lelystad, 1995.
370. ZIJLSTRA, E.F. Het Lauwersmeergebied: 13 jaar maandelijks vogeltellingen (nog niet verschenen).
371. A.M. BLOMERT, J. V.D. KAMP, L. ZWARTS. De muggelarven van de Oostvaardersplassen.
372. VIERGEVER, M.A. Selectie gidsobjecten Hoorn, beschrijving methodiek (verschenen 1996 in 3 delen).
373. LEEUW, J.J. DE, EN M.R. VAN EERDEN. Duikeenden in het IJsselmeergebied: herkomst, populatie-structuur, biometrie, rui, conditie en voedselkeuze.
374. HIN, J.A., E.M. VAN DE LAAR, C.A. VAN LOO, G.L. MESMAN, SCHULTZ EN J. SEVINK. De invloed van inundatie op de ruimtelijke variatie in ontkalking van grond in de Biesbosch.
375. BERG, G.A. VAN DEN en J.P.G. LOCH. Bodemchemisch onderzoek naar het gedrag van metalen en ontkalking bij inundatie van gronden en polders in de Biesbosch.
376. DOORNMALEN, J. VAN, J.D. JORRITSMA, J. ROZEMA, R.A. BROEKMAN, H.J.M. NELISSEN. Biomonitoring van Cd, Cu, Pb en Zn met *Urtica dioica* (grote brandnetel) in de Biesbosch: eindrapportage. Lelystad, 1995.
377. WOLTERS, H.A. en E. VOS. Waterhuishouding van de polder Plattehoek in de Sliedrechtse Biesbosch.
378. H.J. VISSER. Het Grevelingenmeer, natuurlijk ingericht: Achtergronden van 25 jaar inrichting en beheer. Lelystad, 1995.
379. CORNELISSEN, P., E.J.M. VAN DEURSEN & J.T. VULINK. Jaarrondbegrazing op de Zoutkamperplaat in het Lauwersmeergebied: effecten op de vegetatie en zelfredzaamheid van runderen en paarden.
380. HAAR, E. TER, B.W. HUISINGA, J. VERHORST. Vaargedrag op het Markermeer/IJmeer. Lelystad, 1995.
381. C. DIJKSTRA, N. BEEMSTER, M. ZIJLSTRA, M. VAN EERDEN en S. DAAN. Roofvogels in de Nederlandse wetlands. Lelystad, 1995.
382. JANS, L. en H. DROST. De Oostvaardersplassen: 25 jaar vegetatieonderzoek. Lelystad, 1995.
383. MCLAUGHLIN-NEYLAND, K. en B. NEYLAND. Two prams wrecked on the Zuider Zee in the late eighteenth century. Lelystad, 1995.
384. BRONGERS, J., K.P. GROEN, G. VAN DER EERTWEGT en C.P. MEINAND. Emissie van bestrijdingsmiddelen en nutriënten op een akkerbouwbedrijf in Oostelijk Flevoland. Lelystad, 1995.
385. DUBBELDAM, W. en M. ZIJLSTRA. Ganzen in Oostelijk en Zuid Flevoland 1972/73 - 1991/92. Lelystad, 1996.
386. VLIERMAN, K. "...Van Zintelen, van Zintelroeden en de Mossen..."
387. DROST, H. en S. v. Rooij. (nog niet verschenen)
388. DOOREMOLEN, W.A., A. VAN DER SCHEER en H.J. WINKELS. Waarnemingen en prognoses van de maaiveldsdaling in Flevoland. Lelystad, 1996.
389. CORNELISSEN, P. en T. VULINK. Beheersplan Adelaarswegtracé. Lelystad, 1996.
390. REMMELZWAAL, A.J., en B. VOSLAMBER. In de marge: een onderzoek naar ruimte voor de natuur op landbouwbedrijven. Lelystad, 1996.
391. WOLTERS, H.A. Inrichtingsmaatregelen in de Kroon's Polders op Vlieland. Lelystad, 1996.
392. HEBBINK, A.J. en H.A. VAN MANEN. Het grondwater in het ondiepe Pleistocene pakket in Zuidelijk Flevoland (stijghoogte en kwaliteit) over de periode 1992-1994 (nog niet verschenen).



Directoraat-Generaal Rijkswaterstaat

Directie IJsselmeergebied

Aan
Geadresseerde

Contactpersoon
M.R. van Eerden
Datum
1 november 1996
Ons kenmerk
LI 13192
Onderwerp
Toezending Flevobericht

Doorkiesnummer
(0320) 298331
Bijlage(n)
1
Uw kenmerk

Geachte heer, mevrouw,

Roofvogels vormen een belangrijke schakel in de ecologische processen in de natuur. Als opruimers van aas, als voedselspecialist en als indicator voor de graad van vervuiling zijn zij in het oog springende vogels.

In het IJsselmeergebied, het Lauwersmeer en het Krammer Volkerak hebben zich de laatste decennia belangrijke ontwikkelingen voorgedaan. Afsluiting van zeegaten, ontwikkeling van zout naar zoet en de ontwikkeling van nieuwe natuur leidden tot een explosieve ontwikkeling van natuurwaarden, waaronder die van de roofvogels. Het was deze dynamische ontwikkeling die centraal stond in het onderzoek waarvan bijgaande rapportage de neerslag vormt. De resultaten zijn niet alleen voor de desbetreffende gebieden van belang, maar ook als basiskennis voor toepassing in andere terreinen. Dynamiek, schaal en habitatkwaliteit zijn sleutelbegrippen waarnaar in dit onderzoek is gekeken. Er zijn daarnaast aanwijzingen verkregen over de grensoverstijgende rol die grootschalige wetlands kunnen spelen bij de herkolonisatie van andere gebieden.

Directie IJsselmeergebied
Postadres postbus 600, 8200 AP Lelystad
Bezoekadres Zuiderwagenplein 2 (gebouw "Smedinghuis")

Telefoon 0320 299111 Bankrelaties:
Telefax 0320 234300 RABO Lelystad rek 33.76.98.899
Telex 40115 rdij nl Postrekening 869847



Het is dan ook met genoegen dat ik u bijgaande rapportage aanbied.
Voor eventuele vragen kunt u contact opnemen met drs. M.R. van Eerden,
RIZA/ IH, Postbus 17, 8200 AA Lelystad, e-mail:
M.VEERDEN@RIZA.RWS.MINVENW.NL.

Hoogachtend,

DE MINISTER VAN VERKEER EN WATERSTAAT,
namens deze,
de hoofdingenieur-directeur,
voor deze,
het hoofd van de hoofdafdeling Landinrichting


ing. J. de Graaf